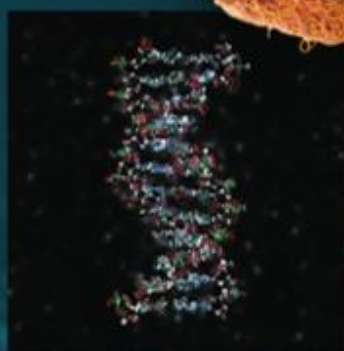


Nathalie Gontier

De oorsprong en evolutie van leven

15 van het standaardparadigma
afwijkende thesen



Van voorwoord en nawoord voorzien
door Philip Polk en Jean Paul Van Bendegem

VUBPRESS

DE OORSPRONG EN EVOLUTIE VAN LEVEN

15 VAN HET STANDAARDPARADIGMA AFWIJKENDE THESEN

VAN VOORWOORD EN NAWOORD VOORZIEN DOOR PHILIP POLK EN JEAN PAUL VAN BENDEGEM

Dit werk beschouw ik niet alleen als mijn persoonlijke prestatie, maar ook als een verwezenlijking die werd mogelijk gemaakt door de jarenlange en voortdurende steun van mijn moeder, Myriam Verdoodt. Zij gaf me immers, ondanks de moeilijkheden die dit met zich meebracht, gedurende zes jaar de mogelijkheid om te studeren. Ik zou dit werk dan ook van ganser harte aan haar willen opdragen.

VOORWOORD DOOR PHILIP POLK

WOORD VOORAF

TEN GELEIDE

DEEL I : DE OORSPRONG VAN LEVEN

1. DE OMGEVING WAARIN LEVEN ONTSTOND

1.1. De oersoep

1.1.1. De Oparin-Haldane hypothese

1.1.2. Het Miller-Urey experiment

1.1.3. Problemen met de oersoep

1.2. De RNA-wereld

1.2.1. De structuur van genetisch materiaal

1.2.2. De oorsprong van nucleotiden

1.2.3. De Orgel en Eigen experimenten

1.2.4. Ribozymen

1.2.5. Problemen met de RNA-wereld

1.3. Hydrothermale bronnen

1.3.1. Problemen met de thermale bronnen

2. SPONTANE GENERATIE VAN CELLEN EN PROTEÏNEN

2.1. Cellen-eerst

2.1.1. Coacervaten

2.1.2. Proteïnoïde microsferen

2.2. Freeman Dysons Double-Origin hypothese

2.2.1. De noodzakelijke voorwaarden en voldoende grond voor leven

2.2.2. Parasitisme en het eerste en tweede leven

2.2.3. Foutentolerantie van het eerste leven, een theoretisch model

2.2.4. Tussen de regels

2.2.5. Homeostase

2.3. Proteïnen eerst

2.3.1. Stuart Kauffmans autokatalytische moleculaire netwerken

2.4. Het evolutieconcept gehanteerd door spontane generationisten

2.4.1. Eerste these

2.4.2. Tweede these

2.4.3. Derde these

2.4.4. Vierde these

2.4.5. Vijfde these

2.5. Prionen

2.6. Kort samengevat

3. DE NAAKTE RNA-HYPOTHESE VAN MANFRED EIGEN

3.1. Genen als noodzakelijk en voldoende voor leven

- 3.2. Hoe kan informatie ontstaan ?
 - 3.2.1. De autokatalytische molecule
 - 3.2.2. De vergelijkende sequentieanalyse
 - 3.2.3. Informatie en natuurlijke selectie
 - 3.2.4. Optimalisatie van informatie
- 3.3. Hoe is het genoom ontstaan ?
- 3.4. Het evolutieconcept van de naakte RNA-hypothese
 - 3.4.1. Zesde these
 - 3.4.2. Zevende these
 - 3.4.3. Achtste these
 - 3.4.4. Negende these
- 3.5. Problemen met Eigens theorie

4. INDIVIDUALITEIT DOOR INCORPORATIE

- 4.1. Drie kwalitatieve veranderingen
- 4.2. Biochemische musea
- 4.3. Intermezzo
 - 4.3.1. Tiende these
 - 4.3.2. Bespreking van de drie aspecten van de tiende these
- 4.4. Hongerige cellen of zelfzuchtige genen ?
 - 4.4.1. De seriële endo-symbiotische theorie
 - 4.4.2. Een vergelijking met het neodarwinisme en neolamarckisme
 - 4.4.3. De groene algencel
 - 4.4.4. Mitose
 - 4.4.5. Meiose
- 4.5. Uitbreiding van de thesen
- 4.6. Slotbeschouwing

DEEL II: DARWIN, DE MODERNE SYNTHESE EN DE NEODARWINISTEN

5. DARWIN EN DE MODERNE SYNTHESE

- 5.1. Darwin
 - 5.1.1. Natuurlijke selectie
 - 5.1.2. Directe Adaptatie en Pangenesis
 - 5.1.3. Darwin, kind van zijn tijd
 - 5.1.4. Kritieken
- 5.2. De erfelijkheidswetten van Mendel
 - 5.2.1. Mendel
 - 5.2.2. De herontdekking van Mendel
- 5.3. De populatiegenetici
 - 5.3.1. Morgan
 - 5.3.2. Fischer
 - 5.3.3. Haldane
 - 5.3.4. Wright

- 5.4. Uitbreiding van de thesen
- 5.5. De Moderne Synthese
- 5.6. Wat de Synthese niet haalde
 - 5.6.1. Haeckel
 - 5.6.2. de Beer
 - 5.6.3. Goldschmitt
 - 5.6.4. Elfde these
 - 5.6.5. Twaalfde these

DEEL III: NA DE SYNTHESE

6. DE POSTNEODARWINISTEN

- 6.1. Stabiliteit
 - 6.1.1. Uitbreiding van de thesen
- 6.2. Punctuated equilibrium
 - 6.2.1. Dertiende these
- 6.3. Geschiedenis en contingentie

7. HOMEOGENEN

- 7.1. De dispariteit van de Burgess: homoloog of analoog ?
 - 7.1.1. Veertiende these
- 7.2. Decimatie
 - 7.2.1. Vijftiende these

8. SYNOPSIS

- 8.1. De feiten
- 8.2. De theorieën
- 8.3. De thesen

9. Figuren

10. Noten

11. Referenties

Het leven zoals het is (maar niet noodzakelijk volgens darwin)
Nawoord door Jean Paul Van Bendegem

VOORWOORD

Philip Polk

Het werk *De oorsprong en evolutie van leven – 15 van het standaardparadigma afwijkende thesen* - is een aanvulling op en een uitbreiding van de Moderne Synthese, het standaardparadigma van de biologie zeg maar, opgericht rond 1930.

De Moderne Synthese is ouder dan ik, een emeritus professor klassieke biologie. Met klassieke biologie wordt bedoeld: een *kenmerkend* overzicht geven van de levende organismen, daarbij zoveel mogelijk de verschillende disciplines incorporerend en vooral de nadruk leggend op de talloze vragen die we hebben.

Vanwege toegenomen specialisatie, bestaat een dergelijke opleiding nagenoeg niet meer, maar moet men kiezen wat men wil worden: professor in de moleculaire biologie, of embryonale biologie, of paleontologie, of systematiek, fysiologie, immunologie, vergelijkende ontleedkunde, morfologie, enzovoort.

In mijn wetenschappelijke carrière heb ik de biologische discipline zien groeien en uitbreiden. Hoewel Darwin zijn theorieën al in het midden van de negentiende eeuw formuleerde, waren evolutietheoretici toentertijd eigenlijk nog buitenbeentjes in het veld. Alles hing toen nog af van abstracte hypothesen en speculaties. Pas in 1953 werd het genetische materiaal verantwoordelijk voor erfelijkheid ontdekt.

De biologie heeft echter sindsdien heel wat vooruitgang geboekt. Nieuwe bevindingen, deels door de ontwikkeling van nieuwe methoden zoals vergelijkend genenonderzoek, zorgden ervoor dat oude domeinen werden uitgebreid en nieuwe domeinen ontstonden.

Deze nieuwe wegen die biologen vandaag bewandelen, maakt dat de Moderne Synthese stilaan verouderd is. Terwijl de biologie, vooral de genetica en moleculaire biologie, zich razendsnel ontwikkelen is het daarom meer dan verheugend dat dit werk, dat enorm fris aan doet, verschijnt. Het geeft een prachtig overzicht van de huidige stand van zaken, benaderd op een eigen scherpzinnige manier, die zo typisch is voor de auteur. Het hele gamma van de allernieuwste gegevens wordt behandeld: de huidige inzichten over de oorsprong van leven, de paleontologie, embryologie, de inzichten in de hedendaagse genetica, het belang van symbiogenese. Haar werk steekt daarbij schril af tegen erg gespecialiseerde boeken, waarbij alleen het onderzoeksdomein van de auteur aan bod komt en hierdoor grenst aan, wat in 1968 zo bestreden werd, de vakidiotie. Anders bij Nathalie: omdat ze filosofe is, leest men geen *louter* wetenschappelijk discours, maar worden de hedendaagse problemen uit de biologie vanuit verschillende oogpunten benaderd, wat leidt tot een verruimend inzicht.

Door haar filosofische, synthetische achtergrond, verschilt haar werk ook van algemene overzichtswerken, die alleen een huidige stand van zaken weergeven, zonder een kritische reflectie te bieden of een poging tot samenhang te realiseren. Haar boek geeft een algemeen overzichtelijk kader zonder in oppervlakkigheid te vervallen en steeds worden de thema's met wetenschappelijke kritische noot geanalyseerd.

Het uiteindelijke resultaat zijn 15 thesen, onderwerpen en discussiepunten die niet behandeld werden door de oprichters van de Moderne Synthese, maar die zoals de auteur in

haar werk aantoon, uiterst relevant en absoluut noodzakelijk zijn om leven en de evolutie van leven te begrijpen.

Ik ken Nathalie al een tijdje. Als studente volgde ze bij mij een aantal vrije cursussen, samen met een aantal andere studenten in de filosofie. Het werden niet alleen de gezelligste, maar ook de interessantste lessen, of beter gezegd dialogen. Voor deze lessen namen de studenten recente literatuur door en plaatsten nieuwe bevindingen in hun context. Het boekje *Biologie anders bekeken* was het resultaat van deze intense benadering van de biologie, waar ze actief aan participeerde.

Toen Nathalie haar eindverhandeling schreef over de oorsprong en evolutie van leven, een werk dat ik als een van de lezers moest jureren, raadde ik haar aan dit als boek uit te geven. Ondertussen is Nathalie ook vorser aan de Vrije Universiteit Brussel, waar ze (opnieuw) werkt onder leiding van collega Jean Paul Van Bendegem in het Centrum voor Logica en Wetenschapsfilosofie. Zo nu en dan leen ik haar even om me te assisteren bij lezingen die ik geef voor het ‘grote publiek’. Daardoor kon ik de rollen ook eens omdraaien en haar vragen enkele lessen over het ontstaan van leven te geven aan de biologiestudenten, net zoals zij als filosofe les volgde bij de biologiestudenten. Ik meen dat haar lessen tot de interessantste behoorden, die de studenten kregen. Ze waren van een enorme klaarheid en de laatste bevindingen van het onderzoek, gehaald uit de meest recente literatuur, waren op haar kenmerkende kritische manier in de lessen verwerkt.

Het boek dat ze schreef is van hetzelfde gehalte: klaar, kritisch, overzichtelijk. Het zou door biologen gelezen *moeten* worden en is aan te raden voor iedereen die belangstelling heeft in de biologie en het ontstaan van leven en de evolutie ervan.

Dit werk zal ongetwijfeld discussies laten losbarsten, wat een pluspunt is. Bovendien zal het doen nadenken over de problemen die erin aan bod komen. En zo worden wij alleen een beetje filosoof...

We wensen de schrijfster en het boek veel succes toe en feliciteren de VUBPRESS met deze uitgave.

Philip Polk

Overijse, 12 december 2003

Woord vooraf

Beste lezer, het werk dat voor u ligt, is een uitbreiding en herwerking van mijn eindverhandeling voorgelegd aan de Vrije Universiteit Brussel, waardoor ik de graad van licentiaat in de wijsbegeerte behaalde. Het was Philip Polk, emeritus hoogleraar klassieke biologie, een van mijn lezers, die me aanmoedigde dit werk voor te leggen aan de VUBPRESS, een idee dat onmiddellijk enthousiast onthaald werd door mijn toenmalige en ook huidige promotor, Jean Paul Van Bendegem, gewoon hoogleraar in de wijsbegeerte. Beiden beschouw ik als twee mentors, waarbij Philip me onderwijst in de wondere wereld van de biologie, de verscheidenheid van het leven en Jean Paul me onderricht in een eindige wereld, die al even fascinerend blijkt te zijn. Het is voor mij dan ook een hele eer in dit boek door deze twee wijzen geflankeerd te worden en ik zou beiden hiervoor van harte willen bedanken, evenals voor de huidige, niet-aflatende steun en aanmoedigingen.

Als ik zeg dat dit werk *gegroeid* is uit mijn licentiaatsverhandeling, dan heb ik dit grotendeels te danken aan Jan Broekaert, doctor in de fysica, die een eerste versie van grondige en terechte kritieken voorzag en me een aantal, tot dan toe voor mij ongekende, onderzoekswegen duidde die ik verder kon bewandelen. Ook Diederik Aerts, gewoon hoogleraar in de fysica, verdient een woord van dank, aangezien hij me met Jan in contact bracht.

Erik Myin, doctor in de wijsbegeerte, Carlos Holvoet, doctor in de wijsbegeerte, Sven Aerts, doctor in de fysica en Franky Bosseut, doctor in de biologie, mogen ook niet ontbreken in mijn dankbetuigingen, want ook zij hebben dit werk van een aantal grondige kritieken voorzien en/of tijd vrijgemaakt om over (deel)aspecten van dit werk te debatteren, wat uiteindelijk bijdroeg tot een meerwaarde van dit werk.

Ook wil ik Kris Van Scharen en het hele team van de VUBPRESS bedanken, waaronder vooral de anonieme referees die dit werk voor publicatie aanvaard hebben. Zij maakten mij naast de lovende woorden in hun commentaren ook attent op kritieke punten en schuwden het niet om mij te wijzen op onvolmaaktheden in mijn boek. Bedankt dat u allen een jonge auteur als ik de kans geeft om haar werk voor een groter publiek bekend te maken.

Het spreekt natuurlijk voor zich dat ik alleen verantwoordelijk ben voor de onvolmaaktheden die u ongetwijfeld in dit werk zult tegenkomen.

Opwijk, augustus 2003

Ten geleide

Hoe is leven ontstaan, hoe zag het leven van toen eruit, hoe is dit leven geëvolueerd, in welk milieu, bestaat er leven op andere planeten, wat zorgt ervoor dat iets levend is of wordt, ... dit zijn vragen die we ons allemaal wel eens stellen en die sinds mensenheugenis aan de basis liggen van heel wat speculatie, theorievorming en verwondering.

Elke religie bevat in haar leer een aantal hypothesen omtrent het ontstaan van het leven, de eerste dieren en mensen. Elke natuurfilosofie probeert eveneens een antwoord op deze vragen te zoeken. De wetenschappelijke studie van het ontstaan en de evolutie van leven begon daarentegen niet zo lang geleden, maar dateert van twee eeuwen terug. Lamarck en Darwin onderzochten als eersten de evolutie van leven en de originevraag wordt zelfs maar sinds de jaren twintig van de vorige eeuw op wetenschappelijke wijze gesteld. De wetenschappelijke discipline die de oorsprong en evolutie van leven onderzoekt staat in vele facetten nog in haar kinderschoenen, maar hier komt verandering in. In de jaren dertig vorige eeuw, werd de Moderne Synthese opgericht, die de erfelijkheidswetten van Mendel met Darwin verzoende en sinds 1953 is er sprake van een eerste stroomversnelling: niet alleen werd het genoom ontcijferd, men verwierf ook inzichten in de samenstelling van de primitieve aarde en haar atmosfeer. Ontdekkingen in de microbiologie, paleontologie en embryologie die teruggaan tot de jaren zeventig en tachtig vorige eeuw, bracht het veld in een tweede stroomversnelling.

Al deze fasen zijn onderwerp van dit boek. Dit werk geeft echter geen historische inleiding op de ontwikkeling van de biologie en de evolutieleer, noch pretendeert het een wetenschappelijke uiteenzetting te geven omtrent deze zaken. Daarvoor is dit boek te onvolledig en uw auteur onvoldoende geschoold in deze wetenschappen. Wat u wel te lezen krijgt, is een wetenschapsfilosofische discussie van deze theorieën, waarbij 15 thesen die afwijken van het huidige standaardparadigma in de biologie, de Moderne Synthese, naar voren geschoven worden. Dat deze thesen afwijken van het huidige paradigma betekent daarom niet dat ze noodzakelijk ingaan tegen vandaag bestaande en aanvaarde wetenschappelijke theorieën, ontwikkeld door experts ter zake. Integendeel, de meeste thesen in dit werk zijn van deze experts afkomstig.

Wetenschapsfilosofie is een zeer moeilijke discipline, omdat het de sterveling die zich hiermee bezighoudt voor een driedubbele taak plaatst: ten eerste moet men aantonen dat men filosofie onder de knie heeft, ten tweede moet men bewijzen dat men over voldoende kennis van de wetenschap waarover gefilosofeerd wordt beschikt en ten derde moet men ook in staat zijn beide te combineren. Dit werk beschouw ik als een eerste aanzet tot het volbrengen van die zware driedubbele taak.

Vele lezers zullen zich de vraag stellen - de ervaring leert mij dat - of een nog maar recent afgestudeerde filosoof - als ik mij zo mag noemen - wel het recht heeft thesen en dan nog wel een 15-tal te formuleren die afwijken van het paradigma waar vele experts ter zake deel van uitmaken. Wetenschappers zullen vragen of men vanuit de filosofie gerechtigd is uitspraken

te doen over de wetenschap, net zoals filosofen zullen opperen dat wetenschappers niet zo maar filosofische speculaties mogen neerpennen.

Ik ben niet van plan te rechtvaardigen wat ik doe en ik wens evenmin in te gaan op eventuele discussies omtrent het statuut van de originevraag, namelijk of ze een wetenschappelijke of een filosofische vraag inhoudt. Dit oordeel laat ik aan de lezer over. Tegen de critici wil ik slechts zeggen: falsifieer de stellingen en zand erover. Zo niet heb ik een vraag voor ze: waar brengt ons dit en in hoeverre moet het evolutieconcept, vanuit recente bevindingen, herdacht worden ?

De lezer zal in het werk dat volgt voldoende geïntroduceerd worden naarmate zij/hij verder leest. Het volstaat hier om te zeggen dat het is opgebouwd uit drie grote delen. In een *eerste* deel onderzoeken we de oorsprong van leven, eerst aan de hand van wetenschappelijke experimenten die ons inzicht geven in de omgeving waarin leven mogelijk ontstond, vervolgens aan de hand van de drie meest gangbare definities van leven. In het *tweede* deel keren we terug in de tijd en onderzoeken we wat Darwin zelf bedoelde als hij het evolutieconcept zoals we dat vandaag hanteren introduceerde en de evoluties die dit concept op zijn beurt onderging. In het *derde* deel ten slotte keren we terug naar het heden en onderzoeken we aan de hand van een aantal recente ontdekkingen in hoeverre het evolutieconcept nog meer vatbaar is voor herinterpretatie. In de tekst worden daarom 15 van het standaardparadigma afwijkende thesen naar voren geschoven.

Deel I: De oorsprong van leven

“Attempts to answer the question of how living systems came into existence must especially address themselves to the order of emergence of nucleic acids, protein, and (the structure of) the cell.

(Fox en Dose, 1972: 237)

“The chicken-egg questions have been complicated by problems relating solely to enzymes and nucleic acids. For these, there have existed two pertinent and reciprocal questions: (a) how could enzymes as we know them have arisen without nucleic acids to order the sequences of amino acid residues, and (b) how could nucleic acids as we know them have originated without enzymes to make them ?”

(Ibid., 238)

De vraag naar de oorsprong van leven hangt in de biologie vast aan de vraag wat leven is, wat zijn de noodzakelijke voorwaarden waaraan iets moet voldoen wil men dit leven(d) kunnen noemen.

Levende organismen bestaan uit een verzameling cellen. Daarbij kan men een onderscheid maken tussen meercellige en ééncellige organismen. Hieruit kunnen we afleiden dat het niet noodzakelijk is dat een levend organisme uit meerdere cellen bestaat, één cel is al voldoende.

Als we kijken naar een vandaag bestaande cel, dan kunnen we twee grote celtypen onderscheiden. Er zijn prokaryoten, cellen waarvan het genetisch materiaal zich los in het cytoplasma van een cel bevindt en er zijn eukaryoten, cellen waarbij het genetisch materiaal zich in een celkern (nucleus) bevindt [zie figuur 1]. Naast de celkern bevat een eukaryotische cel vaak ook organellen, kleine cellichaampjes die hun eigen genetisch materiaal bezitten. Zowel eukaryotische als prokaryotische cellen zijn steeds omringd door een celwand (een membraan) en beide celtypen bevatten naast hun genetisch materiaal ook steeds proteïnen.

Bij eukaryotische cellen kunnen we dus *vier elementen* onderscheiden: de celkern (met binnenin genetisch materiaal) [zie figuur 2], de organellen (die eveneens genetisch materiaal bezitten), proteïnen en het membraan. Naast de basiselementen kan men *twee functies* van een cel onderscheiden (Dyson, 1990): (1) een cel metaboliseert (het neemt energie en voedselstoffen uit de omgeving op, verwerkt die en voert de restproducten terug af naar buiten, ten gevolge van de werking van proteïnemoleculen) en (2) een cel is in staat tot replicatie (ten gevolge van de werking van nucleïnezuren, de basisbestanddelen van genen en door de werking van enzymen, die meestal zijn opgebouwd uit proteïnen).

De vraag stellen naar de oorsprong van leven heeft daarom betrekking op (1) de vraag naar de oorsprong van de *elementen* en (2) de vraag naar de oorsprong van de twee *functies*.

Deze twee vragen blijken aan elkaar gekoppeld: de oorsprong van de twee functies hangt immers vast aan de oorsprong van de elementen die aan de basis van deze functies liggen.

We beginnen met de tweede vraag: hoe zijn de *functies* kunnen ontstaan? Als we weten welke elementen aan de basis van de twee functies van een cel liggen, kan men de vraag naar de oorsprong van de functies beantwoorden.

Het metabolisme van een bestaande cel wordt veroorzaakt door de werking van proteïnen. De replicatie van een bestaande cel wordt veroorzaakt door de werking van genen. Vandaag worden proteïnen gecodeerd door genen, dus is metabolisme (het gevolg van de werking van proteïnen) slechts mogelijk als er reeds genen zijn.

Het standaardparadigma binnen de biologie reduceert daarom de oorsprong van leven tot de oorsprong van de replicatieve functie van leven, wat weer gereduceerd wordt tot het element aan de basis van deze functie: genetisch materiaal. Als men weet hoe genen ontstonden, dan kent men het ontstaan van replicatie en het ontstaan van metabolisme (omdat genen coderen voor proteïnen).

Zoals we zullen zien geeft dit standaardparadigma echter een vertekende weergave van wat er werkelijk gebeurt in een hedendaagse cel.

- (1) Het Stanley Miller experiment (we komen daar later op terug onder 1.1.2.) toont aan dat aminozuren (de bouwstenen van proteïnen) zeer makkelijk gevormd worden, zonder dat er RNA of DNA is dat codeert voor de aanmaak van deze aminozuren. Genen vormen zich niet zo makkelijk. Het is dus zeer waarschijnlijk dat aminozuren bestonden voor nucleïnezuren (de bouwstenen van genetisch materiaal).
- (2) De replicatie van genen is binnen een cel deels afhankelijk van de werking van proteïnen. Er zijn steeds proteïnen die het genetisch materiaal tijdens de replicatieve fase “knippen” en “plakken” en werken als katalysatoren die de replicatie versnellen. Waren deze proteïnen er niet, dan zouden de strengen waaruit RNA en DNA zijn opgebouwd, zich nooit kunnen repliceren (onder 1.2. in de tekst).
- (3) Een vandaag bestaande cel metaboliseert en repliceert pas eens het omringd is door een membraan. Een celwand zorgt ervoor dat er een barrière wordt gevormd tussen een intern en een extern milieu van de cel. De vraag naar het belang van dit membraan voor de mogelijkheid van de uitvoering van de functies moet daarom gesteld worden. Zoals we zullen zien, is het theoretisch mogelijk aan te nemen dat zowel de replicatie van nucleïnezuur als de katalytische activiteit van proteïnen zich voordoet los van een celwand, maar bij een hedendaagse cel is er steeds een membraan aanwezig (onder 2.1.).

De vraag naar de oorsprong van de functies doet ons dus terugvallen op de vraag naar de oorsprong van de elementen die aan de basis liggen van deze functies. Daarom stellen we nu onze eerste vraag: wat is de oorsprong van de vier *elementen* (de celkern en de organellen die beide hun eigen genetisch materiaal bezitten, de proteïnen en het membraan) van een eukaryotische cel ?

Hier kan men twee richtingen uit:

- (1) Men kan (foutief) aannemen dat deze elementen in hun geheel ontstaan zijn.
- (2) Men kan aannemen dat ze een afzonderlijke oorsprong hebben gekend. Slaat men deze weg in, dan komen er twee extra zaken bij kijken: (a) men moet de volgorde van ontstaan van de elementen kunnen weergeven en tevens moet men (b) kunnen duiden in de tijd wanneer en hoe deze afzonderlijke elementen zich hebben samengevoegd tot de hedendaagse cel.

Enkel de tweede optie blijft over. We weten immers, aan de hand van wetenschappelijke bewijzen die we zullen bespreken, dat prokaryotische cellen zich vroeger in de tijd ontwikkelden dan eukaryotische cellen. Deze prokaryotische cellen bevatten geen nucleus en ook geen organellen. Wel hebben ze een membraan, met daarin genetisch materiaal en proteïnen afkomstig van dat genetisch materiaal. De oorsprong van de celkern en de organellen is iets wat zich later afspeelt in de tijd.

De vraag naar de oorsprong van leven wordt daarom gereduceerd tot de vraag naar de oorsprong van de *drie elementen* van een prokaryotische cel: een membraan, genen en proteïnen. Ook de proteïnen aanwezig binnenin de cel van een hedendaagse prokaryoot worden gecodeerd door de genen aanwezig in die cel. Daarom dat men ook hier stelt dat de oorsprong van leven gelijk is aan de oorsprong van genetisch materiaal. We vallen dus weer terug op het standaardparadigma van de biologie. Of niet ?

Hierboven wordt beschreven hoe het er in een hedendaagse prokaryotische cel aan toegaat. Biologen hanteren het principe van uniformiteit (het idee dat wat vandaag het geval is, ook vroeger het geval was) om vanuit de mechanismen aanwezig in een vandaag bestaande prokaryotische cel te extrapoleren naar de oorsprong van de eerste prokaryotische cel. Aangenomen wordt, dat aangezien de aanwezige genen vandaag coderen voor de proteïnen aanwezig in zo'n cel, dit ook in de beginfase het geval was.

Om de geldigheid van deze aanname te toetsen, moeten we ons echter een volgende reeks vragen stellen:

- (1) kan een gen bestaan zonder een cel (en dus zonder een beschermende celwand) en/of zonder proteïnen ?
- (2) kan een cel bestaan zonder genen en als dit het geval is, welke vorm neemt deze cel dan aan ?
- (3) kunnen proteïnen op zich bestaan (zonder genen en los van een cel) ?

Anders gezegd, wat was er eerst: genen, proteïnen of een membraan? Aan deze drie vragen wordt tevens, zoals we zullen zien, een verschillend concept van wat leven is gekoppeld. Naargelang men aanneemt dat genen, proteïnen of een membraan het eerst waren, krijgt men een andere invulling van wat leven juist is en vanaf wanneer leven begon.

Het zijn deze vragen die we in dit eerste deel van naderbij zullen bekijken. Ik bespreek hoofdzakelijk drie theorieën.

- (1) De “Double-origin” hypothese van Freeman Dyson.

Freeman Dyson, fysicus, beantwoordt de tweede vraag: kan een cel bestaan zonder genen ? Zijn antwoord is zoals we zullen zien positief. Hij toont aan dat het theoretisch mogelijk is wat betreft de oorsprong van leven te speculeren over een *oersoep*, waar cellen ontstonden die uitsluitend waren samengesteld uit proteïnen. Deze proteïne cellen voldoen aan de tweede functie van leven, metabolisme en Dyson stelt dat dit voldoende is om iets als levend te benoemen. Binnenin dat proteïne leven ontwikkelde zich dan nucleïnezuur, waardoor de replicatieve functie van leven ontstond. Dyson spreekt in dit geval van een dubbele oorsprong.

- (2) De naakte RNA-hypothese van Manfred Eigen en Leslie Orgel.

Eigen en Orgel, eveneens fysici, tonen aan dat het theoretisch mogelijk is om wat betreft de oorsprong van leven te speculeren over een *RNA-wereld* (een term gelanceerd door Walter Gilbert) waar een gen kan bestaan zonder een cel, waarmee ze

een antwoord geven op de eerste vraag. In dit verband spreken ze over het ontstaan van een autokatalytische molecule, een molecule die in staat zou zijn zichzelf te repliceren. Deze theoretici, die representatief zijn voor het standaardparadigma in de biologie wat betreft de oorsprong van leven, gaan er dus vanuit dat de replicatieve functie van leven dient onderzocht om de oorsprong van leven te achterhalen. Die autokatalytische molecule wordt een individu genoemd en wordt begrepen als levend. Replicatie vereist informatie en daarom wordt de oorsprong van leven enerzijds gereduceerd tot de oorsprong van informatie. Anderzijds betekent deze reductie ook een universalisatie: leven ontstaat daar waar een mechanisme wordt ontwikkeld dat in staat is informatie te behouden en te repliceren. Op aarde is nucleïnezuur zo'n systeem, maar op andere planeten zou een ander informatiesysteem kunnen ontstaan (zijn).

(3) De Serieel endo-symbiotische theorie van Lynn Margulis.

Margulis, microbiologe, ontkent niet dat er een mogelijk moleculaire fase aan leven voorafging, waar replicatie en/of metabolisme ontstonden, maar ze begrijpt deze slechts als fasen, stadia die noodzakelijk aan leven voorafgingen, maar zelf nog niet levend genoemd kunnen worden. Als biologe stelt ze dat men pas kan spreken over een levend organisme vanaf de prokaryotische cel. Daarbij benadrukt ze niet zozeer de replicatieve of de metabolische functie, maar de membraanstructuur van een cel, deze is voor haar de sine qua non voor leven. Verder bespreekt ze de oorsprong van de eukaryotische cel en deze haar organellen.

Naast deze drie theorieën wordt in de tekst die volgt nader ingegaan op het evolutieconcept dat bovenstaande theoretici hanteren. Niet alleen zorgt de positionering binnen één van deze theorieën ervoor dat men een verschillend concept van leven hanteert, naargelang de aanhang van één van de theorieën hanteert men ook een andere definitie van wat juist evolutie is en in welke mate natuurlijke selectie als mechanisme voor die evolutie een rol speelt. Daarbij worden daarom ook een aantal thesen naar voren geschoven die afwijken van de klassieke interpretatie van evolutie en natuurlijke selectie gegeven door het neodarwinistisch standaardparadigma.

1. DE OMGEVING WAARIN LEVEN ONTSTOND

“It must be admitted from the beginning that we do not know how life began.”

(Stanley Miller in Srinivasan, 2002: 8)

Eén van de belangrijkste vragen, zoniet de belangrijkste, waarmee een wetenschapper, geïnteresseerd in de oorsprong van leven te kampen heeft, is de vraag naar het milieu waarin leven zich kon ontwikkelen. Hier kan men twee richtingen uitgaan: men kan (1) aannemen dat de omstandigheden waarin leven ontstond van dien aard zijn dat er sprake is van een spontane generatie van leven of men kan ervan uitgaan dat er (2) een selectiemechanisme aan de basis lag van de ontwikkeling van leven. Met deze twee mogelijkheden stemmen twee theoretische stromingen overeen, respectievelijk een stroming die stelt dat leven spontaan ontstond in een oersoep (de proteïnen-eerst en cellen-eerst theorie) en een stroming die stelt dat de oersoep er eerder uitzag als een RNA-wereld waaruit leven natuurlijk geselecteerd werd (de naakte RNA-hypothese).

1. 1. De Oersoep

“The Oparin-Haldane and Urey-Miller paradigm is still in place, and there seems to be little else in the way of scientific theory to replace it. In 1871, Darwin wrote of a ‘warm little pond’ with ‘light, heat, electricity, etc.’ where life would originate. It is difficult to decide whether this speaks of Darwin’s genius and foresight, or whether it speaks of our lack of progress.”

(Srinivasan, 2002: 8)

Tot in de negentiende eeuw werd aangenomen dat leven zich *spontaan* ontwikkelde. Als men een glas water maar voldoende lang in de zon liet staan, of een jas voldoende lang in de kast hing, dan groeide hier volgens de theoretici van toen spontaan leven uit. In 1864 toonde Louis Pasteur aan dat de theorie van spontane generatie¹ vals was, leven ontstond niet uit het niets, leven, volgens hem, kende zijn oorsprong steeds uit reeds bestaand leven. Dit blijkt al even problematisch: als alle leven zijn ontstaan kent door de werking van vorig leven, dan is leven er steeds geweest. We weten echter dat het universum zo’n 13 à 15 miljard jaar geleden is ontstaan en zonder universum kan leven niet bestaan – enkele metafysische beschouwingen ter zijde gelaten - dus moet leven ook een ontstaan gekend hebben.

Een andere opvatting uit de negentiende eeuw die gepaard ging met die van spontane generatie was dat er een essentieel verschil was tussen levende (organische) materie en dode (anorganische) materie. In 1828 slaagde Friedrich Wöhler er echter in organische materie (urea, urine) te produceren uit anorganische bestanddelen en bewees daarmee dat er geen fundamentele discontinuïteit bestaat tussen levende en dode materie (Miller en Lazcano, 2002: 80). Het *vitalisme* (de idee dat leven beschikt over een speciale substantie,

levenskracht) dat tot dan toe werd aangehangen werd daardoor een eerste halt toegeroepen (Oparin, 1955: 39).

Met Wöhler ontstond daarom de theorie van *autogenese*, wat later de *wetenschappelijke theorie van spontane generatie* werd genoemd. De bevinding dat er geen discontinuïteit is tussen anorganische en organische materie en organische materie zelfs kan ontstaan uit anorganische, luidde een nieuw tijdperk in voor de wetenschap. Vanaf dan wist men dat leven niet steeds uit vorig leven ontstond, maar een ontstaan kende, meer bepaald een ontstaan in anorganisch materiaal. Later werd het onderscheid tussen anorganische en organische materie volledig als vals verworpen. De nieuwe vraag waarop men een antwoord zocht was: uit welk materiaal ontstaat leven ?

Van één sequentie is men ongeveer zo goed als zeker: ongeveer vijftien miljard jaar geleden ontstond het universum, gevolgd door de evolutie van de sterren en sterrenstelsels met kort daarop reeds de eerste formatie van organisch materiaal. Ons zonnestelsel zorgde voor een eerste primitieve atmosfeer bestaande uit gassen. De aarde ontstond zo'n 4,5 miljard jaar geleden en de actieve vulkanen van toen zorgden voor een tweede atmosfeer van gassen. Vanaf dan ontstaat de controverse. Men weet niet met zekerheid hoe de atmosfeer van toen was samengesteld en men weet ook niet welk materiaal aanwezig was². Vanaf dit scenario tot aan de vroegst daterende teruggevonden fossielen die sporen van levende organismen bevatten (zo ongeveer 3,85 miljoen jaar gelden³) tast men in het duister. Overigens die gefossiliseerde eerste levende organismen beschikten reeds over de drie elementen van een vandaag bestaande prokaryotische cel. We weten dus dat er een periode was zonder leven gevolgd door een periode met leven, maar hoe dat leven er gekomen is, ligt aan de basis van heel wat speculatie.

1.1.1. De Oparin-Haldane Hypothese

“The Oparin-Haldane hypothesis assumes that, during and after Earth's formation, simple carbon compounds were transformed into increasingly more complex ones by means of heat and solar radiation.”

(Oró, 2002: 16)

De eerste die het concept van een *prebiotische oersoep* (het idee dat leven in een waterachtige oplossing ontstond) formuleerde was Charles Darwin. In 1924 ontwikkelde Alexander Oparin de theorie dat leven het gevolg was van een graduele evolutie van organische moleculen naar steeds grotere niveaus van complexiteit. Leven kende volgens hem zijn oorsprong in een organische waterige oplossing, rijk aan carbon, omringd door een atmosfeer die bestond uit ammoniak, waterstof, methaan, stikstof, koolstofdioxide en water. Dit geheel werd van energie voorzien door de straling van de zon. Onafhankelijk van Oparin ontwikkelde J.B.S. Haldane in 1929 eveneens de theorie dat leven ontstond in een primordiale hete soep, vandaar dat men in dit verband spreekt over de *Oparin-Haldane hypothese* (Srinivasan, 2002: 2).

Eén van de grootste problemen die zich hier stelt is of de primitieve atmosfeer al dan niet zuurstof bevatte.

Oparin stelde dat er aan drie voorwaarden moest voldaan worden opdat leven zich kon ontwikkelen: (1) de primitieve atmosfeer mocht geen zuurstof bevatten, omdat als er zich organisch materiaal zou vormen, dit door die zuurstof onmiddellijk zou vernietigd worden. Daarom introduceerde hij het concept van een *reducerende atmosfeer*. (2) De chemische reacties die zich zouden voordoen moesten van voldoende energie voorzien worden, onder bijvoorbeeld de vorm van ultraviolet licht afkomstig van de zon. (3) Verder vroeg hij zich af – niet onbelangrijk – hoe het kwam dat leven zich niet alle dagen ontwikkelde uit anorganische materie. Zijn antwoord hierop was dat leven zich pas kan ontwikkelen als er niet reeds leven is, anders zou het reeds bestaande leven alle organische componenten naar zich toetrekken (Ibid.: 3).

1.1.2. Het Miller-Urey experiment

De Oparin-Haldane hypothese werd bevestigd door het *Miller-Urey experiment*. Stanley Miller ontwikkelde in 1953 een experiment dat moest onderzoeken welke organische elementen zich konden vormen als de atmosfeer van toen geen zuurstof zou bevatten. Zijn leermeester Harold Urey had, op basis van onderzoek naar de atmosfeer van andere planeten en los van de Oparin-Haldane hypothese, eveneens voorgesteld dat aan de biosynthese een reducerende atmosfeer voorafging, volgens hem samengesteld uit waterstof, ammoniak, methaan en waterdamp. Miller ontwikkelde een apparaat waarin hij deze gassen samen met stikstof (ook een gas) op basis van elektrische vonken stimuleerde (wat kan vergeleken worden met bliksem) en na een week kwam hij tot aminozuren, de micromoleculen die de bouwstenen zijn van proteïnen (Fox en Dose, 1972: 70) [zie figuur 3].

Dit experiment bevestigde nog maar eens dat organische moleculen zich uit anorganisch materiaal kunnen vormen, dat leven dus niet steeds uit reeds bestaand leven ontstaat en tevens gaf het ook een bevestiging voor Oparins hypothese die stelde dat aan het begin van leven een reducerende atmosfeer voorafging.

De aminozuren die Miller op deze manier produceerde waren vooral alanine en glycine, twee aminozuren die vandaag aan de basis van bepaalde proteïnen liggen en in een hedendaagse cel aanwezig zijn omdat ze gecodeerd worden door de genen van die cel. Maar hij vond ook aminozuren van - voor een cel - 'ongekende' aard. De aminozuren die vandaag door de genen in een cel gecodeerd worden zijn steeds 'linkshandig', wat betrekking heeft op de specifieke plaats waar deze aminozuren aan elkaar binden. Miller echter vond ook 'rechtshandige' aminozuren die vandaag niet voorkomen in een cel, omdat ze niet gecodeerd worden door het genetisch materiaal.

Naast deze aminozuren verkreeg hij ook vetzuren maar hij kon geen purinen of pyrimidines⁴ (de basen Adenine, Cytosine, Uracil, Guanine en Thymine, op hun beurt de bouwstenen van genetisch materiaal) onderscheiden.

Na Miller hebben verschillende onderzoekers dergelijke experimenten uitgevoerd⁵ met verschillende andere gasachtige mengelingen (waarbij methaan vervangen werd door methanol, ethaan of koolstofmonoxide) en steeds kwam men tot hetzelfde resultaat: er vormden zich zeer makkelijk links- en rechtshandige aminozuren⁶ (waarbij de linkshandige de bouwstenen zijn van de in een vandaag bestaande cel aanwezige proteïnen), maar nooit verkreeg men bij dergelijke experimenten bouwstenen die aan de basis liggen van genetisch materiaal. Als men wel zuurstof tot de elementen van het experiment toeliet, dan gebeurde er niets tot de zuurstof werd uitgeschakeld door de werking van ammoniak en methaan. Er worden geen aminozuren geproduceerd als de atmosfeer vrije zuurstof bevat. Naast verschillende gasmengelingen experimenteerde men ook met andere energiebronnen dan elektrische vonken. Ultraviolet licht, ioniserende radiatie en ook gewoon verhitting leidden in combinatie met de genoemde gasen eveneens tot verschillende aminozuren, suikers en vetzuren (Ibid.: 70-80).

Naast verschillende rechtshandige aminozuren werden in het totaal aan de hand van dergelijke experimenten 11 van de 20 linkshandige aminozuren, vandaag aanwezig in een cel en gecodeerd door de genen hiervan, geproduceerd (Miller in Henahan, 1996: 6).

Deze experimenten werden op hun beurt de fundering voor de reeds bestaande *proteïnen-eerst* en *cellen-eerst* hypothesen. Gesteld wordt dat leven spontaan ontstond met de vorming van aminozuren die via regen op de aarde vielen en in de oceaan terecht kwamen. Hierna vormden zich cellen en proteïnen (of naargelang de theorie, omgekeerd) en pas later ontwikkelden zich de eerste genen. Op deze theorieën komen we later, bij de bespreking van de werken van Oparin, Fox en Dose, Dyson en Kauffman (onder 2.1.), uitgebreid terug.

1.1.3. Problemen met de oersoep

“Although there is a dispute over the composition of the primitive atmosphere, we’ve shown that either you have a reducing atmosphere or you are not going to have the organic compounds required for life. ... As long as you have those basic chemicals and a reducing atmosphere, you have everything you need.”

(Miller in Henahan, 1996: 2)

Niemand ontkent de bevindingen van de Miller-Urey experimenten, noch wordt getwijfeld aan de wetenschappelijkheid van de proef, wel is er veel kritiek gekomen op het idee van een reducerende atmosfeer. Er wordt aan getwijfeld of dit experiment een correcte weegave geeft van de beginfase van leven.

1. We weten niet uit welke elementen de primitieve atmosfeer was samengesteld. Elke theorie daaromtrent is een afgeleide uit de kennis van de atmosferen van andere planeten, vulkanische gasen en de samenstelling van elementen aanwezig in de interstellaire ruimte (Miyakawa et al, 2002: 14628). Aangenomen wordt dat er in de primitieve atmosfeer vrije zuurstof ontbrak, wat een reducerende atmosfeer wordt genoemd. Als er wel vrije zuurstof

aanwezig was, dan zou elke samenstelling van aminozuren verhinderd of onmiddellijk vernietigd worden door die zuurstof. Zuurstof ontstaat op twee manieren: (a) ten gevolge van fotosynthese van levende organismen (zoals bijvoorbeeld algen en bepaalde bacteriën) en (b) ten gevolge van fotodissociatie van watermoleculen door ultraviolet licht dat de watermoleculen van de zuurstofmoleculen (de elementen waaruit watermoleculen zijn opgebouwd: H_2O) loskoppelt. De eerste manier waarop zuurstof kan ontstaan vormt geen probleem voor het ontstaan van leven om de evidente reden dat er nog geen leven aanwezig was om de vernietigende zuurstof te produceren. De tweede manier vormt echter wel een probleem. Er werd lang aangenomen dat het zeer lang duurt vooraleer op dergelijke wijze een substantiële en vernietigende hoeveelheid zuurstof zou kunnen ontstaan. Berekeningen tonen echter aan dat ongeveer 10% van de hoeveelheid zuurstof in de primitieve atmosfeer op deze manier werd geproduceerd, wat té veel is om toe te laten dat leven ontstond (Srinivasan, 2002: 5-6).

“That amount of oxygen in the environment would have oxidized the molecules present in the primordial stew, as well as decompose the fragile, new organic molecules such as amino acids.” (Ibid.: 6)

2. Het idee dat de atmosfeer minder reducerend was dan wordt aangenomen in Millers experiment wordt dan weer bevestigd door geologische data, die tonen dat de vroegst daterende stenen sporen tonen van oxidatie, wat de aanwezigheid van zuurstof bevestigt (Ibid.: 6). Tegenargument hiervoor is dat Millers team (Miyakawa et al, 2002: 14629) experimenteel aantoonde dat de atmosfeer niet noodzakelijk reducerend moet zijn, maar dat een atmosfeer bestaande uit carbon monoxide en koolstofdioxide (ontstaan ten gevolge van de impact van meteorieten bijvoorbeeld) eveneens de organische elementen geeft (respectievelijk links- en rechtshandige aminozuren, suikers en eveneens Adenine, Uracil, Guanine en Cytosine, vier basen waaruit genetisch materiaal wordt opgebouwd. Deze basen worden echter onmiddellijk vernietigd door de warmte die dergelijke atmosfeer produceert. Hier komen we later op terug).

“A CO-dominant atmosphere can give bioorganic compounds with yields comparable to those obtained from a strongly reducing atmosphere.” (Ibid.: 14629)

3. Er is het probleem dat de bekomen producten dienen beschermd te worden van de soorten energie die eerst aan de basis van hun compositie lagen. Warmte, ultraviolette straling en ioniserende radiatie kunnen namelijk eveneens – en dit zeer snel – leiden tot de dissociatie van de bekomen componenten (Fox en Dose, 1972: 90). Deze energiebronnen zijn echter noodzakelijk willen de componenten zich vormen. De warmte van de zon zorgde ervoor dat er een constante energietoevoer was die voorkwam dat de oceaan een chemisch equilibrium bereikte, maar diezelfde zon - aangezien er geen beschermende (door zuurstof geproduceerde) ozonlaag was - zou er dan ook voor zorgen dat de organische moleculen onherroepelijke schade oplopen en verdwijnen (Srinivasan, 2002: 6). Een mogelijkheid om hieraan te

ontsnappen is dat de aminozuren zich 's nachts vormden en voor het daglicht reeds via regen naar de aarde gevoerd werden of geabsorbeerd werden door mineralen (Fox en Dose, 1972: 90). Als dit het geval was, dan mochten de processen van formatie van de aminozuren zich niet ver van de aardoppervlakte voordoen. Glycine bijvoorbeeld kan in de bovenste laag van de atmosfeer maar dertig dagen 'overleven' terwijl het zo'n drie jaar nodig heeft om van daar naar de aarde te 'reizen'. 97 % van de geproduceerde glycine kan daarom nooit het aardoppervlak bereiken. Anders gezegd, kon 3 % dit wel en glycine zou volgens berekeningen 1000 jaar kunnen behouden blijven in water, hoewel 1000 jaar dan weer ontzettend weinig is om de overgang van glycine naar leven te maken (Ibid.: 90-1).

4. Als de soep bestond en als de atmosfeer reducerend was, dan zouden de ultraviolette stralen ook moeten leiden tot de vorming van zware hydrocarbons die omwille van hun gewicht zinken naar de bodem van de oceaan waar ze sedimentaire lagen zouden vormen. Dit echter is niet aanwezig in geologische data (Srinivasan, 2002: 7).

5. Hoe groot, dik en warm is de soep ? Als de soep *klein* is (bijvoorbeeld een kleine plas die zich bevindt in de omgeving van vulkanen of stranden, geisers enzovoort in plaats van een soep) en rijk aan chemische elementen, dan is de hydrolyse enorm. Een chemisch equilibrium (waar de hoeveelheid gevormde organische moleculen gelijk is aan het aantal gedissocieerde, in dit geval ten gevolge van bijvoorbeeld de straling van de zon) wordt daarom makkelijk bereikt, wat tot gevolg heeft dat er zich geen verdere ontwikkelingen kunnen voordoen (Srinivasan, 2002: 7). Een oplossing is een *grote* soep, zoals een oceaan. Speelde het zich af in de oceaan, dan moet het een *rijke* oceaan zijn, gevuld met een zeer groot aantal organische moleculen, waardoor de waarschijnlijkheid van interacties tussen die moleculen vergroot, maar we weten niet of de oceaan van toen een rijke soep was. Is de soep echter wat *flets*, dan duurt het veel te lang vooraleer een aantal moleculen toevallig in aanraking komen met elkaar. Verder moet de soep *heet* zijn - Millers experimenten werden uitgevoerd met kokend water en stoom – wil men aminozuren verkrijgen, maar de soep moet daarna afkoelen anders worden de aminozuren terug vernietigd (het reeds besproken energieprobleem). Er moeten zich echter heel wat natuurrampen voordoen, vooraleer men een grote oceaan tot op het kookpunt krijgt. Op zich geen enkel probleem, actieve vulkanen die zich in het water bevinden kunnen bij eruptie het water tot op het kookpunt brengen en de prille aarde werd ook dagelijks overspoeld door grote asteroïden die het water konden verhitten (Nibet en Sleep, 2001: 1083). Maar weer ontstaat in dit geval het energieprobleem: de energiebron die eerst aan de basis van de formatie zou liggen wordt daarna een bedreiging voor de nieuwe compositie. Zo'n bombardement van asteroïden die de oceaan tot kookpunt brengen zou daarom één keer voordelig zijn, omdat het de organische moleculen vormt, maar elke asteroïdenimpact die hierop volgt zou de prebiotische klok volledig terugdraaien en de Synthese zou volledig opnieuw moeten herbeginnen (Levy en Miller, 1998: 7933). De specifieke temperatuur van de soep wordt later hernomen.

6. De opmerking dat de gevormde aminozuren zich niet te ver uit elkaar mogen bevinden willen er zich interacties tussen deze voordoen wordt opgelost door te stellen dat er voldoende tijd moet overheen gaan en dat er ook voldoende tijd was opdat leven zich spontaan kon vormen in de oersoep. En inderdaad, ook dit is problematisch, want de aarde stabiliseerde zich ongeveer 3,98 biljoen jaar geleden en de sporen van het eerste leven worden geschat op 3,85 biljoen jaar oud, waardoor men een schrale 130 miljoen jaar de tijd had om van niet-leven naar leven over te gaan, wat zeer weinig is. De kans dat proteïnen zich toevallig⁷ vormen uit de willekeurige assimilatie van aminozuren bijvoorbeeld wordt geschat op zeer klein, zelfs als ze een biljoen jaar de tijd krijgen (Srinivasan, 2002: 7).

7. Een laatste tegenargument is dat het Miller-Urey experiment een gesloten systeem representeert, dat zeer vaak voorkomt in een laboratorium wanneer wetenschappers dergelijke systemen tot stand brengen, maar dat zeer weinig voorkomt in de natuur. Het systeem is gesloten omdat ten gevolge van het gebruikte materiaal, waterstof en de andere stoffen niet kunnen ontsnappen aan de oplossing. Waterstof wordt dominant tijdens de reactie terwijl waterstof onder geologische condities verdwijnt (Fox en Dose, 1972: 75).

Tegen al deze bewijzen in kan men echter één, vrij doorslaggevend, tegenbewijs geven: hoe onwaarschijnlijk ook, men weet met bijna absolute zekerheid dat dergelijke processen zich ooit hebben voorgedaan.

“In 1969 a carbonaceous meteorite fell in Murchison Australia. It turned out the meteorite had high concentrations of amino acids, about 100 ppm, and they were the same kind of amino acids you get in prebiotic experiments like mine. This discovery made it plausible that similar processes could have happened on primitive earth, on an asteroid, or for that matter, anywhere else the proper conditions exist.” (Miller in Henahan, 1996: 2)

Het regent nog dagelijks meteorieten, klein gesteente afkomstig uit de ruimte. De Murchison meteoriet bevat zowel aminozuren (links- en rechtshandige) als suikers (Sephton, 2001) evenals alle nucleotidebasen op Cytosine na (Levy en Miller, 1998). Naast de meteorieten valt er ook dagelijks stof afkomstig uit de ruimte op de aarde en 10 % interplanetair stof bestaat uit organische moleculen (Radetsky, 1998; Shock, 2002). In 1996 viel er zelfs een meteoriet afkomstig van Mars op de aarde die sporen bevatte van bacterieel leven (Radetsky, 1998).

Dat er zoveel organische moleculen gevonden worden in de ruimte en in meteorieten die op de aarde vallen doet sommige theoretici vermoeden dat leven of de basis van leven elders in het universum ontstond. De belangrijkste reden hiervoor is dat onze atmosfeer misschien – gegeven bovenstaande problemen – te destructief was. Deze theorie, ook wel de panspermia theorie genoemd, werd voor het eerst geformuleerd door Francis Crick eind de jaren vijftig en door Juan Oró in 1961 (Sephton, 2001). Opvattingen hier gaan van de idee dat enkel organische moleculen uit de ruimte de aarde bezaaiden waardoor leven zich op aarde kon ontwikkelen (de meest aangenomen theorie met als één van de belangrijkste

verdedigers bijvoorbeeld Leslie Orgel) tot de aanname van het bestaan van intelligent leven elders in het universum⁸.

Problematisch wordt het dan wel een verklaring te geven voor hoe dergelijk organisch materiaal aanwezig in zo'n meteoriet hier kan uitbreken en tot leven kan evolueren. Want veel meer dan het probleem van de oorsprong naar elders verschuiven gebeurt er niet. Zelfs als andere planeten een meer gunstige omgeving kenden waar organisch materiaal kon ontstaan dat naar de aarde werd getransporteerd door onder andere meteorieten, dan nog moet dit materiaal onder de atmosfeer van de aarde kunnen overleven. Ons atmosfeerprobleem blijft dus evenzeer geldig, zowel voor ons eigen als extraplanetair organisch materiaal. Ook het stof dat de aarde bereikt moet eerst door de dampkring raken en de organische elementen mogen daarbij niet vernietigd worden. Antwoord daarop is:

“Had life existed on Mars, these ejecta could have carried one or more cells, quick frozen in space and held safe from Ultraviolet (UV) light in rock crevices. Even if they survived ejection, nearly all cells in a rock would have perished in space, but it takes only one cell to infect a planet.” (Nisbet en Sleep, 2001: 1084)

Hoe dan ook, er is echter, bovenstaande kritieken meegerekend, geen enkele reden om aan te nemen dat het onmogelijk is dat zich op de primitieve aarde eveneens dergelijke processen afspeelden, zoals het citaat van Miller stelde.

1.2. De RNA-wereld

“Until recently, when one thought of the varied molecular processes at the origin of life, one imagined that the first self-replicating system consisted of both RNA and protein. RNA served to hold information whereas protein molecules provided all the enzymatic activities needed to make copies of RNA and to reproduce themselves. [...] Now it seems possible that the information and catalytic properties of these two components may be combined in a single molecular species. [...] [I]f there are activities among these RNA enzymes, or ribozymes, that can catalyse the synthesis of a new RNA molecule from precursors and an RNA template, then there is no need for protein enzymes at the beginning of evolution. One can imagine an RNA world, containing only RNA molecules that serve to catalyse the synthesis of themselves.”

(Walter Gilbert, 19986: 618)

Het Miller-Urey experiment ontwikkelde aminozuren, vetten en suikers, maar bij dergelijke experimenten vormen zich geen purinen en pyrimidines, de basiselementen waaruit de nucleotidebasen van genetisch materiaal zijn opgebouwd. Vandaar dat dit experiment de basis vormt voor de idee dat leven spontaan ontstond in een oersoep, waarbij men twee theorieën kan verdedigen (die overigens niet sterk van elkaar verschillen): de theorie die stelt

leven begon met proteïnen en de theorie die stelt dat leven begon met cellen. Beide stromingen verdedigen dat genen zich het laatst van al ontwikkelden.

Daartegenover wordt binnen de biologie eveneens een heel andere strekking verdedigd: namelijk een theorie die stelt dat leven begon met de ontwikkeling van *genen* in een RNA-wereld. Ook hier zijn twee scenario's: na de genen vormden zich eerst de proteïnen en dan de cel of omgekeerd, eerst de cel en dan de proteïnen.

Aanhangers van de RNA-wereld stellen het ontstaan van leven gelijk aan het ontstaan van een *zelfreplicerende autokatalytische molecule*. Op basis van het principe van uniformiteit wordt vanuit een vandaag bestaand organisme geëxtrapoleerd naar het eerste oerorganisme. Alle leven vandaag bevat zowel genen als proteïnen maar de proteïnen in een vandaag bestaande cel worden gecodeerd door de genen aanwezig in die cel. Daarom wordt aangenomen dat als het prebiotisch mogelijk zou zijn dat genetisch materiaal zich vormde, in staat zichzelf te repliceren en ook in staat zijn eigen genetische instructies (die vertellen hoe men proteïnen moet coderen) te lezen en uit te voeren men de oorsprong van leven kan vatten.

1.2.1. De structuur van genetisch materiaal

Levende organismen kennen twee soorten genetisch materiaal, DNA (Deoxyribonucleic acid) en RNA (ribonucleic acid). De structuur van het genetisch materiaal werd in 1953 (het jaar waarin Miller zijn proeven uitvoerde) ontdekt door Francis Crick en James Watson.

Nucleïnezuur is opgebouwd uit een *suikermolecule* (deoxyribose bij DNA en ribose bij RNA), een *fosfaatgroep* en één van de vijf verschillende *nitrogeen rijke nucleotidebasen* A(denine), G(uanine), C(ytosine) en T(ymine) bij DNA en RNA bevat U(racil) in plaats van T (Orgel, 1994: 54). Als gezegd wordt dat genen 'informatie' dragen, dan wordt daarmee de specifieke sequentie van nucleotiden bedoeld. Deze bepaalt immers welke proteïnen gemaakt worden [zie figuur 8 en 9].

DNA bevat een *dubbele streng* en is daarom stabiel dan RNA dat slechts een *enkele streng* heeft. DNA bevat door die dubbele streng ook de mogelijkheid fouten te detecteren en te herstellen die kunnen ontstaan bij het kopiëren. RNA kan dit niet en heeft daarom een grotere mutabiliteit, wat betekent dat het sneller kan evolueren maar ook sneller kan vernietigd worden dan DNA.

DNA is een vrij passief nucleïnezuur, dat zich enkel in de kern van een cel bevindt. RNA bevindt zich zowat overal in de cel en kan onderverdeeld worden in drie grote typen: messenger RNA (mRNA), transfer RNA (tRNA) en ribosomaal RNA (rRNA).

Bij replicatie vormt een van beide DNA-strengen de basis voor de vorming van een enkele mRNA-streng. De replicatie wordt semi-conservatief genoemd: in dit verband spreekt men van Watson-Crick basenparen (Ibid.: 60): in het geval van DNA koppelt A aan T (of U bij RNA) en G koppelt steeds aan C. Als de DNA-streng bijvoorbeeld bestaat uit de nucleotiden GCC dan zal het mRNA dat zich vormt op basis hiervan bestaan uit de nucleotidebasen CGG. Deze fase wordt *transcriptie* genoemd (Todorov, 1990: 32) en het hele proces wordt vergemakkelijkt door enzymen (proteïnen die in staat zijn het knippen en plakken van de

basen te katalyseren). Het mRNA reist naar de ribosomen in het cytoplasma van een cel. Ribosomen zijn proteïnefabrieken en bestaan uit proteïnen en rRNA. tRNA vertaalt (de *translatiefase* genoemd) het mRNA in aminozuur en wordt daarbij geholpen door proteïne-enzymen en rRNA.

De informatie ligt dus in de specifieke sequentie van nucleotidebasen, drie nucleotidebasen van mRNA wordt een *codon* genoemd en dit codon wordt via de hulp van tRNA omgezet in aminozuren [zie figuur 10]. De codons bevatten ook stop en start codes die duiden wanneer men het proces kan aanvangen of stoppen. Zodra de proteïne (op haar beurt samengesteld uit verschillende aminozuren) geproduceerd wordt heeft het RNA geen enkele invloed meer op die proteïne. Uiteindelijk zijn het de proteïnen die een organisme opbouwen.

Dit proces is universeel: alle levende organismen bezitten DNA, RNA en de aminozuren gecodeerd door dat nucleïnezuur zijn eveneens dezelfde voor alle organismen.

1.2.2. De oorsprong van nucleotiden

Het zal de lezer al opgevallen zijn dat we hier op een paradox stoten: de transcriptie van DNA naar RNA wordt vergemakkelijkt door de werking van enzymen (proteïnen) en proteïnen kunnen zich pas vormen eens er nucleïnezuur is dat codeert voor de translatie van de aminozuren aan de basis van proteïnen. Elke cel aanwezig in alle organismen stelt ons voor één van 's werelds grootste raadsels. Vanwaar het nucleïnezuur ? Dit wordt genetisch doorgegeven van ouders op kind, maar men erft – in ons geval - slechts de helft van het genetisch materiaal van beide ouders. Hun laatste genetisch materiaal moet dus geknipt worden en bij de bevruchting van bijvoorbeeld een eicel door een spermatozoïde moeten beide delen van het genetisch materiaal aan elkaar geplakt worden. Hiervoor zijn proteïnen nodig die het geheel katalyseren. Vanwaar de proteïnen afkomstig om dit te plakken ? Eicellen en spermatozoïden bevatten proteïnen maar uiteindelijk wordt elke proteïne aanwezig in een cel gecodeerd door het genetisch materiaal aanwezig in diezelfde cel. Nucleïnezuur op zichzelf kan weinig doen als het niet gekatalyseerd wordt door proteïnen.

“Nowadays nucleic acids are synthesized only with the help of proteins, and proteins are synthesized only if their corresponding nucleotide sequence is present.” (Orgel, 1994: 54)

Deze moderne versie van de kip of het ei stelt zich ook wat betreft de vraag naar de oorsprong van leven. Wat was eerst: genen of proteïnen ?

In 1960 ontwikkelden Carl R. Woese, Francis Crick en Leslie Orgel, alledrie onafhankelijk van elkaar, de theorie dat leven begon met de ontwikkeling van een RNA-molecule, in staat alle reacties te katalyseren noodzakelijk voor de replicatie en het in stand houden van deze molecule. Aangenomen wordt dat DNA met zijn dubbele helix en meer complexe structuur zich pas later ontwikkelde. De redenen hiervoor zijn dat (1) ribonucleotiden zich makkelijker vormen dan deoxyribonucleotiden en (2) het makkelijker is

een evolutionaire route te geven gaande van RNA naar DNA in plaats van aan te tonen dat RNA uit DNA ontstond. (Ibid.: 54).

Er wordt door deze stroming ook aangenomen dat RNA bestond voor proteïnen, *ten eerste* omdat proteïnen met hun driedimensionele vouwstructuur complexer zijn dan nucleïnezuren, het *ten tweede* statistisch onwaarschijnlijk is dat aminozuren door willekeurig aan elkaar te binden een proteïne zouden vormen en *ten derde* er ook geen scenario bestaat dat verklaart hoe proteïnen exacte kopieën kunnen maken van zichzelf zonder de aanwezigheid van nucleïnezuur (en dus erfelijk materiaal). Aangenomen dat er een proteïne zou kunnen ontstaan, als er geen erfelijkheidsmechanisme aanwezig is kan de proteïne geen nakomelingen produceren die gelijk zijn aan de eerste proteïne, waardoor de ‘informatie’ van de eerste proteïne verloren gaat.

Als RNA de eerste informatiemolecule was, kan dit slechts het geval zijn dan en slechts dan als (1) het RNA van toen de capaciteit had zichzelf te repliceren zonder de hulp van proteïne-enzymen en (2) RNA ook elke stap van de proteïnesynthese op zichzelf kon uitvoeren, dus eveneens zonder de hulp van proteïne-enzymen (Ibid.: 54).

Belangrijkste voorwaarde voor deze theorie is echter dat het mogelijk moet zijn dat er zich in de oersoep nucleotidebasen bevinden. Het Miller-Urey experiment leidde tot de aanmaak van suikers, vetten en aminozuren, maar niet tot nucleotidebasen.

In 1961 ontwikkelde Juan Oró een proef die moest onderzoeken of men ook tot Millers aminozuren zou komen als de atmosfeer inderdaad reducerend was maar minder elementen bevatte dan bij het Miller-Urey experiment het geval was. Hidrogeencyanide werd gemixt met ammoniak in een waterachtige oplossing zonder aldehyde (een element aanwezig bij Miller). Resultaat was dat hij inderdaad nog steeds aminozuren kreeg, maar tot zijn verbazing verkreeg hij ook Adenine, een van de basen van RNA en DNA. A is ook een component van ATP (adenosine trifosfaat), vandaag één van de belangrijkste elementen die de cel van energie voorziet. Als de atmosfeer reducerend was, dan kon ATP gevormd worden en leven helpen katalyseren (Ibid.: 56).

Andere experimenten, die eveneens als basis een reducerende atmosfeer namen, verkregen met andere mengelingen (hydrogeencyanide, cyanogeen en yanocetyleen) de overige nucleotidebasen⁹.

De panspermiatheorie duikt ook hier op: de Murchison meteoriet bevat alle nucleotidebasen op Cytosine na (Levy en Miller, 1998) en de meeste meteorieten bevatten steeds Adenine en Guanine. Laboratoriumexperimenten tonen tevens aan dat deze elementen ook aanwezig zouden zijn in stofwolken (Orgel, 1994: 56).

Eén van de grootste problemen die zich voor de RNA-wereld voordoet is echter de temperatuur, zelfs al kunnen nucleotidebasen zich vormen in de oersoep, hun ‘half-life’¹⁰ is vrij kort, enkele seconden maar, als de soep warmer dan 0° C is. In een warme oersoep zouden de basen even snel weer verdwijnen als ze ontstaan. Dit punt hernemen we later.

Een ander probleem is, toegegeven dat deze nucleotiden zich in de soep bevonden, ze nog een hele weg dienen af te leggen alvorens men van nucleotiden tot een autokatalytische zelfreplicerende RNA-molecule komt.

De basisidee stelt dat de nucleotiden van RNA zich vormen als chemische reacties de suikerribose met de basen en de fosfaatgroep aan elkaar binden. Als deze ribonucleotiden spontaan polymeren (een aaneenschakeling van verschillende van deze moleculen tot een onbreekbare keten) vormen moet er daar maar één van in staat zijn zichzelf te repliceren en we hebben een autokatalytische RNA-molecule.

Er zijn echter wat problemen om dit basisidee experimenteel te funderen. (1) De ribose valt moeilijk te synthetiseren zonder de hulp van proteïne-enzymen, tenzij men een aantal reacties uitvoert met een bepaalde stof (formaldehyde). Dan vormen er zich echter zoveel suikers dat deze RNA inhiberen. (2) De directe synthese van RNA door zijn bouwstenen onder prebiotische condities leidt slechts tot middelmatige resultaten. (3) Experimenten leiden wel tot purinenucleosiden (een eenheid die bestaat uit ribose en een purinebase los van de fosfaatgroep), maar niet tot pyrimidinenucleosiden (ribose gekoppeld aan C of U) zonder de hulp van proteïne-enzymen en (4) fosfaten samen met nucleosiden geven ook de nucleotiden (Orgel, 1994: 57-8).

“Hence, although each step of ribonucleotide synthesis can be achieved to some extent, it is not easy to see how prebiotic reactions could have led to the development of the ribonucleotides needed for producing self-replicating RNA.” (Ibid.: 59)

Aangenomen dat het mogelijk zou zijn non-enzymatisch tot ribonucleotiden te komen, dan nog moet aangetoond worden hoe deze polymeren kunnen vormen en hoe deze op hun beurt kunnen repliceren zonder proteïnen.

1.2.3. De Orgel en Eigen experimenten

Daarom ontwikkelde Leslie Orgel, eveneens in de jaren zestig van de vorige eeuw, een experiment waarbij hij oligonucleotiden (kleine sequenties van nucleotiden) mengde met vrije ongekoppelde nucleotiden, waarna zich terug nieuwe (gekoppelde) oligonucleotiden vormden. De oligonucleotiden bonden aan elkaar volgens de Watson-Crick basenparen, Cytosine dragende ribonucleotiden leidden tot Guanine dragende ribonucleotiden. Dit is de eerste stap naar zelfrePLICATIE (Ibid.: 60).

Maar zoals gezegd is de replicatie semi-conservatief. Dit wil zeggen dat men bij replicatie van nucleïnezuur niet een onmiddellijke kopie van het origineel krijgt, maar dat er drie fasen nodig zijn. Bij een enkele streng bijvoorbeeld binden zich aan CCC nucleotiden GGG nucleotiden. GGG is echter geen exacte kopie van CCC, maar is er als het ware het spiegelbeeld van. Men krijgt pas een exacte kopie als de tussenstap GGG losknipt (een taak weggelegd voor enzymen) van CCC en als aan GGG op zijn beurt CCC nucleotiden binden (deze zijn spiegelbeeld).

In het Orgel experiment zijn de nucleotiden in staat het spiegelbeeld te maken, de eerste stap naar zelfrePLICATIE toe, los van de werking van proteïne-enzymen die knippen en plakken. Als er voldoende elementen in de omgeving aanwezig zijn trekken de complementaire basen elkaar vanzelf aan. Probleem is echter dat het experiment hier ophoudt: na om en bij vier

decennia lang proberen, slaagt men er nog steeds niet in het spiegelbeeld terug om te zetten in het origineel om zo een exacte kopie te krijgen, zonder de hulp van proteïne-enzymen. Orgel (1994: 60):

“After years of trying, however, we have been unable to achieve the second step of replication - copying of a complementary strand to yield a duplicate of the first template without the help from protein enzymes.”

In de jaren zestig echter dacht men dat die kopie niet lang meer op zich zou laten wachten en daarom werd dit experiment de fundering voor de aanname dat leven begon met de ontwikkeling van een RNA-molecule in staat zichzelf te ontwikkelen en zichzelf te repliceren los van proteïnen.

Deze *naakte RNA-hypothese* (naakt omdat er geen proteïnen en geen omringende celwand worden voorondersteld) kreeg meer vorm in 1977, toen Manfred Eigen een theoretisch kader ontwikkelde dat op zijn beurt het Orgel-experiment fundeerde. Eigen zelf voerde experimenten uit waarbij hij RNA kon ontwikkelen door aan vrije nucleotiden een proteïnekatalysator toe te voegen. RNA ontstond in dit geval zonder dat er RNA werd toegevoegd aan het experiment dat de nucleotiden zouden kunnen kopiëren (Dyson, 1990: 67).

De theorie die Eigen ontwikkelde vertrekt, zoals we later uitvoerig zullen bespreken, vanuit de idee dat er een autokatalytische molecule *bestaat*. Dan stelt hij zich voornamelijk twee vragen: (1) hoe kunnen individuele genen optimaliseren zodanig dat ze tijdens hun replicatie weinig fouten toelaten en (2) hoe kunnen deze geoptimaliseerde genen zich samenvoegen tot een genoom ?

Orgel en Eigens theorieën liggen aan de basis van het standaardparadigma in de biologie wat betreft de oorsprong van leven, maar de lezer zal nu wel reeds hebben opgemerkt dat er geen verklaring wordt gegeven voor het ontstaan van de eerste genen noch voor het ontstaan van de eerste volledige autonome zelfreplicatie van dit informatiesysteem. Tot nog toe kan men de autokatalytische RNA-molecule slechts vooronderstellen.

1.2.4. Ribozymen

Maar de ontwikkelingen houden hier niet op. Ribosomen werden ontdekt in de jaren 1950-'60. In 1972 werd rRNA achterhaald door Harry Noller Jr. (het ribonucleïnezuur dat samen met proteïnen de ribosomen vormen, de plaats waar proteïnen gefabriceerd worden). Een ribosoom bestaat uit zo'n 4500 ribonucleotiden en 47 proteïnen. Ribosomen mediëren tussen mRNA en tRNA (Moore en Steitz, 2002: 229) en verbinden de individuele aminozuren door er peptidenbanden tussen te maken. Noller speculeerde dat het waarschijnlijk het RNA in de ribosoom was in plaats van proteïnen die deze formatie katalyseerde (Orgel, 1994: 55).

Dit vermoeden werd deels bevestigd in de jaren tachtig. In 1982 ontdekte Thomas Cech rRNA dat zichzelf kan knippen in een klein organisme dat de naam Tetrahymena draagt. Een

rol tot dan toe uitsluitend toegekend aan enzymproteïnen. De term enzym (katalysator) werd tot dan toe ook enkel voorbehouden voor proteïnen.

Aangetoond werd echter dat ook ribonucleïnezuur kan katalyseren en vanaf dan werd de term ribozym in het leven geroepen (Doudna en Cech, 2002: 222).

“Although there was only one example, the word ‘ribozyme’ was coined for the general concept of an RNA molecule with enzyme-like activity.” (Doudna en Cech, 2002: 222)

In 1983 ontdekte Sidney Altman een tweede voorbeeld, ribonuclease P (RNase P). RNase P is een ribonucleoproteïne dat fungeert als een sleutelenzym in de biosynthese van tRNA doorheen heel de cel (Altman, 2000: 827).

1986: Walter Gilbert lanceert de term RNA-wereld (zie het motto van dit deel). Gesteld wordt dat aan de oorsprong van leven een RNA-wereld vooraf gaat, waar ribozymen zowel fungeerden als katalysatoren en als replicators, waardoor het niet langer noodzakelijk is proteïnen te vooronderstellen bij de beginfase van leven.

“Descendants from this proposed RNA-dominated era inhabit today’s world in the form of naturally occurring ribozymes present in organisms ranging from bacteria to humans.” (Doudna en Cech, 2002: 222)

Twee stromingen volgen hieruit: na RNA ontstonden proteïnen gevolgd door een cel (de meest gangbare omdat deze overeenstemt met de sequentie voorgesteld bij de naakte RNA-hypothese) of na RNA ontstonden cellen of compartimenten gevolgd door proteïnen (voor de laatste zie bijvoorbeeld Szostak et al, 2001; Doudna en Cech, 2002 Szabó et al, 2002). Beide stromingen verschillen echter niet sterk van elkaar in die zin dat beide als basisidee stellen dat het RNA zelf was dat aan de basis ligt van de hedendaagse proteïnesynthese, in tegenstelling tot het idee dat proteïnen en RNA samen hiervoor gezorgd hebben.

Dat de RNA-wereld bewoond werd door ribozymen die zowel drager zijn van genetisch materiaal als in staat zijn hun eigen reacties te katalyseren (in tegenstelling tot een vandaag bestaande cel waar de meeste enzymen proteïnen zijn) wordt versterkt door twee bijkomende argumenten.

Een *eerste* punt is dat in het laboratorium gemanipuleerde ribozymen nucleotiden uit hun componenten kunnen synthetiseren wat de idee dat ribozymen de oorspronkelijke katalysatoren zijn versterkt (Doudna en Cech, 2002: 222). Ook Szostak voerde dergelijke experimenten uit met in het labo herwekte ribozymen die hij plaatste in een nagebootste oersoep. Oligonucleotiden werden samengebracht en dit ensemble was in staat energie te halen uit een fosfaatgroep. Ribozymen kunnen ook zo herwerkt worden, een onderzoek van Gerald Joyce, dat ze de peptidenbanden tussen de aminozuren kunnen knippen (Orgel, 1994: 55).

In de natuur van vandaag echter is er tot nog toe geen RNA gevonden dat de replicatie van andere RNA-moleculen los van proteïnekatalysatoren op z'n eentje klaarspeelt (Orgel, 1994: 54).

Een *tweede* punt is dat de ribosoom die vandaag bestaat uit zowel rRNA als proteïnen vroeger waarschijnlijk enkel bestond uit RNA waar later – mogelijk om de processen te versnellen – proteïnen werden aan toegevoegd (proteïnen zijn nu eenmaal betere katalysatoren en bijna de enige in een hedendaagse cel).

“The first ribosomes were very likely composed entirely of RNA. The evidence for this hypothesis is that the functional core of the modern ribosome, its decoding site and its peptidyl transferase centre, consist primarily of RNA, and the bulk of its proteins are found on its surface, well removed from its functional centres.” (Moore en Steitz, 2002: 234).

Conclusie volgens Orgel (1994: 58):

“Thus there is good reason to think the RNA world did exist and that RNA invented protein synthesis.”

1.2.5. Problemen met de RNA-wereld

“Each of the scientists involved in the origin of life have a small part of the puzzle, but none have attempted a synergy to find a new solution. Many are conceived with merely revealing the flaws evident in the arguments of others, and are as intent in disproving their opponents' argument as their opponent was in producing their preconceived results. Small degrees of success were lauded as fully plausible in prebiotic chemistry, thereby reducing stringent empirical science to blind religious faith.”

(Srinivasan, 2002: 8)

Natuurlijk stellen er zich ook hier problemen. Het is zeer onwaarschijnlijk dat een zo complexe molecule als een ribozym of een hele uitsluitend uit RNA opgebouwde ribosoom zich in een primitieve soep zou ontwikkelen. En daarbij komt dat tot nog toe geen enkel experiment heeft kunnen aantonen dat RNA zichzelf kan repliceren los van proteïnen en in de natuur komt het, voor zover bekend, al helemaal niet voor. Gesteld wordt dat er te veel moet worden aangenomen opdat de theorie ook zou overeenstemmen met het begin van leven, de vooronderstellingen worden kernachtig samengevat voor ons door Joyce (2002 (b): 215, m.c.¹¹):

“If the building blocks of RNA were available in the prebiotic environment, *if* these combined to form polynucleotides, and *if* some of the polynucleotides began to self-

replicate, then the RNA world *may* have emerged as the first form of life on Earth. But based on current knowledge of prebiotic chemistry, this is unlikely to have been the case.

1. Een eerste oplossing om aan dit obstakel te ontsnappen is ervan uitgaan dat, aangezien RNA blijkbaar te complex is om ineens te ontstaan dit RNA een voorganger had. Twee mogelijkheden: de voorganger bestond uit anorganisch of organisch materiaal.

De bekendste verdediger van een *anorganische voorganger* van RNA is Crains-Smith. Deze stelt dat het eerste replicatiesysteem bestond uit anorganisch materiaal, meer bepaald klei. Onregelmatigheden in de structuur van klei kunnen aan volgende lagen klei doorgegeven worden. Kort daarop ontstonden proteïnen gevolgd door cellen en daarna zou volgens Crains-Smith een genetic takeover plaatsgevonden hebben. Genetisch materiaal, veel sneller en minder foutentolerant, zou het replicatiesysteem vervangen. Mineralen aanwezig in klei vormen natuurlijke kristallen, die zouden kunnen dienen als het oorspronkelijk informatiedragend systeem. Klei bevat eveneens magnesium en aluminium en deze metaalatomen zouden kunnen fungeren als katalysatoren. Hypothetisch zouden kleikristallen kunnen leiden tot de synthese van proteïnen die dan samen met het klei membranen zouden vormen. Als laatste ontstaan dan genen die het vorige vervangen (Dyson, 1990: 80-1). Deze theorie, hoewel ze reeds meer dan 30 jaar oud is, werd nog steeds niet laboratoriums getest omdat wetenschappers ze in het algemeen te onwaarschijnlijk vinden (Orgel, 1994: 61).

Verdedigers van de aanname dat RNA een *organische voorganger* kende, waaruit RNA zich later ontwikkelde groeperen zich in de stroming die vandaag de *pre-RNA-wereld* wordt genoemd. Gespeculeerd wordt dat de pre-RNA-wereld zo'n 4 biljoen jaar oud is, de RNA-wereld ongeveer 3,8 biljoen jaar en het DNA en de proteïnen zouden ten slotte zijn toegevoegd rond 3,6 biljoen jaar geleden (Joyce 2002 (b): 214).

Er zijn ondertussen reeds heel wat kandidaten voorgesteld die als het eerste informatiesysteem zouden fungeren. In plaats van RNA stelde Schöning TNA (threose nucleïnezuur) voor, Peter Nielsen ontwikkelde aan de hand van computersimulaties PNA (peptide nucleïnezuur), er zijn van glycerol afgeleide nucleïnezuren gevormd (Joyce, 2002 (b): 215-6), Eschenmoser heeft een kandidaat die de naam pyranosyl RNA draagt (Orgel, 1994: 61) en verder zijn er nog ARNI, ZARBI en ZNARBI, structuren geproduceerd door Julius Rebek (1994) die lijken op nucleïnezuur. Al deze rariteiten komen voor in het laboratorium waar wetenschappers deze zuren synthetiseren, maar komen niet voor in de natuur. Gesteld wordt dat dergelijke structuren de RNA-wereld voorafgingen maar geen sporen nalieten omdat RNA deze uitwiste.

Problemen met zowel de vooronderstelde anorganische als organische voorgangers zijn dat ze (1) niet aantonen waarom dergelijke structuren de synthese van RNA zouden bevorderen of hoe RNA hieruit zou kunnen evolueren. (Hooguit wordt aangetoond dat dergelijke structuren kunnen koppelen aan bestaand RNA.) Stellen dat bijvoorbeeld klei of PNA eerst was en dat bijvoorbeeld PNA aan RNA koppelt verklaart niet hoe men tot het eerste RNA komt, het verschuift enkel het probleem. (2) Vaak wordt gesteld dat RNA een alternatief, concurrerend systeem was dat bestond naast deze andere systemen, (en

bijvoorbeeld een genetic takeover tot gevolg had) maar dan moet men weer verklaren hoe RNA in eerste instantie kon gevormd worden en dan zijn we weer terug bij af. (3) Aangezien al deze theoretici stellen dat met de RNA takeover de voorganger volledig uitgewist werd en geen sporen naliet, kan men deze theorie ook nooit bewijzen en daarom als onwetenschappelijk van de hand doen.

2. Het tweede probleem dat zich voordoet is de temperatuur van de RNA-wereld.

“High-temperature origin-of-life theories require that the components of the first genetic material are stable. We have therefore measured the half-lives for the decomposition of the nucleobases. They have been found to be short on the geological time scale. At 100°C, the growth temperatures of the hyperthermophiles, the half-lives are too short to allow for the adequate accumulation of these compounds [...]. Therefore, unless the origin of life took place extremely rapidly (< 100 yr), we conclude that a high-temperature origin of life may be possible, but it cannot involve adenine, uracil, guanine or cytosine.” (Levy en Miller, 1998: 7933)

Boven 0°C is het onmogelijk dat een genetisch systeem samengesteld uit A, G, C, T of U zich ontwikkelt omdat de hydrolyse van deze componenten te snel gaat. Bij 100°C is het ‘half-life’ van C 19 dagen, A en G ongeveer 1 jaar, U 12 jaar en T 56 jaar. Zelfs bij 25 °C is het half-life van A en G maar 10 000 jaar en C 340 jaar. Slechts wanneer de omgeving van toen 0°C bedroeg, zouden deze nucleotiden voldoende lang kunnen bestaan (naargelang de nucleotide gaan de jaren van 100 000 tot 100 miljoen) om een informatiesysteem te vormen, op Cytosine na (bij 0°C kan het maximum 17 000 jaar de decompositie weerstaan), (Levy en Miller, 1998: 7935). Cytosine, boven reeds gezegd, is ook de enige nucleotide die niet in de Murchison meteroor terug te vinden is. Op basis van deze berekeningen kan men ook stellen dat het G-C basenpaar zich moet ontwikkeld hebben na de ontwikkeling van het A-U basenpaar.

Zelfs als 5% van de oceaan kookt (door een plaatselijke vulkaanuitbarsting of een impact van een meteor) duurt het maar 20 jaar vooraleer heel de oceaan door de circulatie van het water voldoende is opgewarmd om alle componenten te decomponeren (Levy en Miller, 1998: 7936).

Ook hier bestaat een oplossing voor namelijk aannemen dat de temperatuur van de aarde in de RNA-wereld niet meer dan 0°C was. Dezelfde Miller die de proeven met aminozuren uitvoerde en stelde dat de oceaan daarvoor moet koken, stelt eveneens (boven reeds besproken) dat de atmosfeer niet reducerend moet zijn maar dat een broeikas-effect (ten gevolge van koolstofmonoxide en carbonmonoxide) de aarde voldoende kan verhitten om aminozuren te vormen. Daarnaast stelt hij eveneens dat de aarde evengoed een algemene temperatuur kan hebben rond 0°C. Hij eet graag van twee walletjes en waarom niet, voor geen van beide kampen zijn er bewijzen die definitief uitsluitel geven.

De jonge zon van toen scheen namelijk nog niet op volle krachten, berekend werd dat de zon zo'n 30 % minder warmte gaf dan nu, maar wel meer UV (Cleaves en Miller, 1998: 7260). Dit zou kunnen betekenen dat de bovenste lagen van de oceaan bevroren waren en het water eronder maar om en bij de 0° bedroeg. Voordeel van zo'n ijslaag is eveneens dat ze bescherming biedt aan alles wat zich hieronder bevindt tegen de bedreigende UV stralen van de zon (het energieprobleem besproken bij het Miller-Urey experiment). Maar steeds loert het gevaar dat één asteroïdenimpact een deel ontvriest en het water terug opwarmt waardoor de componenten onherroepelijk vernietigd worden (Levy en Miller, 1998: 7937).

Verder wordt ook hier de oplossing geboden dat ook nucleïnezuren kunnen beschermd worden als ze geabsorbeerd worden door mineralen, net zoals bij aminozuren het geval is. Maar ook hier wordt het probleem slechts verschoven: eens geabsorbeerd, hoe raken ze eruit om verder te ontwikkelen tot een levend organisme? En zelfs al raken ze eruit, eens ze hun bescherming kwijt zijn moeten ze het hoofd bieden aan de nieuwe, bedreigende atmosfeer. Ofwel decomposeren ze, ofwel moeten ze ontwikkelingen ondergaan gelijk aan de ontwikkelingen die de elementen niet geabsorbeerd, zouden moeten ondergaan, wat ons terug brengt naar af.

1.3. Hydrothermale bronnen

“Normal is passé, extreme is chic.”

(Rothschild en Mancinelli, 2001: 1092)

Naast de warme oersoep en de koude RNA-wereld hebben we nog een derde, snikhete mogelijkheid: leven ontstond diep in de oceaan, nabij warmwaterbronnen rondom onderzeese vulkanen waar de temperatuur varieert tussen de 300°- 400°C.

Vele generaties zijn opgevoed met de wetenschap dat leven slechts kan bestaan als aan drie voorwaarden wordt voldaan: levende organismen vereisen zonlicht, zuurstof en water.

Met het Miller experiment werd aangetoond dat *zuurstof* niet noodzakelijk is opdat leven zou kunnen ontstaan, integendeel zuurstof zou de compositie onmiddellijk vernietigen. In de natuur zijn er ook talrijke anaërobe bacteriën, bacteriën die leven in zuurstofloze of arme omgevingen. Als deze worden blootgesteld aan zuurstof sterven ze. Experimenten besproken bij de RNA-wereld tonen aan dat de energie afkomstig van de *zon* schadelijk is voor genetisch materiaal (als het zich los van een cel bevindt) en ook aminozuren worden beschadigd en vernietigd door de werking van ultraviolette stralen.

Leven kan echter bestaan (en misschien ook ontstaan) daar waar er geen zonlicht is, de enige noodzakelijke vereiste is dat er een energiebron aanwezig is. Van de drie noodzakelijke vereisten voor leven blijft dus enkel water overeen, samen met een energiebron (niet noodzakelijk afkomstig van zonlicht) (Rothschild en Mancinelli, 2001: 1093).

De reden dat in deze aannames gesnoeid werd, is omdat ongeveer vijftientig jaar geleden 2 km diep in de Stille Oceaan hydrothermale bronnen ontdekt werden door Corliss (Miller en Lazcano, 2002: 100). Hoewel het er volledig donker is omdat de stralen van de

zon niet zo diep rijken zijn er tot nog toe een 300 soorten geteld, gaande van bacteriën tot invertebraten (ongewervelden).

Pas in 1977 was men voor het eerst in staat nabij de Galapagos-eilanden neer te dalen tot de bodem van de Stille Oceaan (de abyssale vlakte). De onderzeeër Alvin¹² moest daarvoor afdalen tot een diepte van 2,4 km en een druk weerstaan die 400 keer de druk is geproduceerd door onze atmosfeer. De algemene temperatuur bedraagt er niet meer dan 2°C behalve in de nabijheid van hydrothermale bronnen, waar de temperatuur makkelijk tot 400°C kan stijgen.

Tot dan werd aangenomen dat leven op de abyssale vlakte onmogelijk was, maar de onderzoekers zagen tot hun verbazing mosselbedden, vissen die met elkaar communiceren door rode en blauwe lichtflitsen te produceren die ze in het donker verspreiden, anemonen, witte krabben (want de meeste organismen die in het donker leven bezitten niet de fraaie kleuren eigen aan de meeste organismen), witte garnalen, wormen, enzovoort.

Het zijn de hydrothermale bronnen¹³, die gevormd worden als twee oceanische platen uiteengetrokken worden waardoor de zeevloer met lava wordt bedekt, die de basis vormen voor een derde mogelijke omgeving waarin leven ontstond.

Corliss was de eerste die een theorie voorstelde voor het ontstaan van leven nabij deze thermale bronnen. In het water dat door deze bronnen circuleert kunnen aminozuren en ander organisch materiaal zich vormen bij temperaturen van ongeveer 350°C. De kracht waarmee het water circuleert, zou ervoor zorgen dat deze gevormde bestanddelen naar de koudere regionen gestuwd worden, waar de temperatuur niet meer dan 2°C bedraagt (Miller en Lazcano, 2002: 101).

We weten reeds dat tengevolge van een reducerende atmosfeer of een broeikaseffect ontstaan door carbonmonoxide men temperaturen kan bekomen die boven de 100°C reiken met als gevolg dat amino- en nucleïnezuuren gedecomposeerd worden en we weten dat onder 0°C er eveneens een structurele aftakeling is van dergelijke componenten. Toch bestaat leven bij temperaturen die reiken tot 142°C en dalen tot – 60 °C (Rotschild en Mancinelli, 2001: 1097). De organismen die het bij deze temperaturen uithouden worden extremofielen genoemd:

“An organism that thrives in an extreme environment is an extremophile; in more than one extreme it is a polyextremophile.” (Rothschild en Mancinelli, 2001: 1092)

Onder deze extremofielen worden ook hyperthermofielen geklasseerd: organismen die het graag heel warm hebben. Archae, de vermoedelijke eerste organismen (behorend tot het rijk van de prokaryoten) zijn zulke beestjes en deze bevinden zich vaak nabij dergelijke hydrothermale bronnen.

Het interessante aan deze organismen is dat ze in plaats van fotosynthese (het omzetten van CO₂ tot zuurstof met behulp van energie van de zon) aan chemosynthese doen: ze voeden zich van anorganisch materiaal zoals bijvoorbeeld sulfide. Deze bacteriën worden daarom chemoautotrofe bacteriën genoemd, wat wil zeggen dat ze actief hun eigen energie en voedsel produceren ten gevolge van die chemosynthese.

Het feit dat deze organismen bestaan vormt de basis van de door Nisbet en Sleep (2001: 1086) benoemde Hyperthermale Eden-hypothese. Gesteld wordt dat het eerste leven chemotrofen waren, die zich ontwikkelden in een oceaan die een temperatuur had van 100 °C minimum of nabij vulkanen op het land waar plassen door eruptie zodanig verhit werden dat chemotrofen ontstonden die zich voeden van de sulfide die met zo'n vulkaanuitbarsting gepaard gaat.

De oudste gefossiliseerde levende organismen deden reeds aan fotosynthese (en bevonden zich dus boven de aardoppervlakte of niet diep onder de zeespiegel: tot waar de stralen van de zon kunnen reiken). Men is er zeker van dat deze fossielen minimum 3,000 miljoen jaar oud zijn, maar er wordt gespeculeerd dat fotosynthetisch leven 3,500 – 3,700 miljoen jaar oud zou zijn (Nisbet, 2000: 625).

Rasmussen (2000: 405) echter ontdekte in vulkanische rotsen nabij dergelijke hydrothermische bronnen fossielen van microbiaal leven dat geschat wordt op 3,235 miljoen jaar oud. Omdat er geen uitsluit is over hoe oud het fotosynthetisch leven juist is kan men daarom stellen dat deze fossielen de oudste zijn en leven begon met hyperthermofiele non-fotosynthetische chemoautotrofe bacteriën (microben die het uithouden in een zeer warme omgeving, zonder zonlicht en zich voeden van anorganisch materiaal).

De hydrothermale bronnen kunnen vergeleken worden met de prebiotische chemie en bestonden toen ook waarschijnlijk reeds. Het voordeel van deze theorie is dat het er niet toe doet of de aarde warm was of onder een dikke ijslaag zat. De hydrothermale bronnen zouden het water diep in de oceaan steeds vloeibaar houden en het leven dat daar begon zou ook onmiddellijk beschermd worden tegen schadelijke UV-stralen omdat die niet zo diep reiken.

“Hydrothermal vents and the accompanying processes of hydrothermal oceanic circulation almost certainly date from Earth's beginnings, when the flow was even greater because heat flow from the planet's interior was especially high.” (Miller en Lazcano, 2002: 101)

1.3.1. Problemen met de thermale bronnen

1. Toch is deze theorie één van de meest controversiële die er vandaag bestaan omtrent de oorsprong van leven. De reden hiervoor is dat gesteld wordt dat leven begon met *autotrofen* in tegenstelling tot de gangbare theorieën die stellen dat de eerste organismen heterotrofen waren. Autotrofen zijn organismen die bijvoorbeeld door chemosynthese, in staat zijn actief in hun eigen zelfbehoud en energieproductie te voorzien, terwijl heterotrofen passieve organismen zijn die voor hun behoud afhankelijk zijn van energiebronnen extern aan dat organisme waarbij ze deze energie niet zelf kunnen omzetten in voedsel (Radetsky, 1998).

2. Deze theorie, waarvan Everett Shock de belangrijkste vertegenwoordiger is, is een afgeleide van thermodynamische overwegingen, waarbij nogal losjes wordt omgesprongen met wat men juist een organisme noemt en wat men begrijpt als metabolisme. Zo voerden Wächterhäuser en Huber, die stellen dat leven begon met autotrofen, experimenten uit waarbij

chemische reacties teweeg werden gebracht door organische componenten (zoals bijvoorbeeld de citrische zuurcyclus aanwezig in alle organismen) en op basis hiervan wordt gesteld dat de eerste functie die zich ontwikkelde metabolisme is, gevolgd door replicatie. Dat metabolisme is volgens deze theorie ook niet van proteïne aard, maar van chemische autokatalytische aard (zoals bijvoorbeeld dissipatieve structuren) (Radetsky, 1998). Problematisch, want (Nisbet en Sleep, 2001: 1084):

“Continuum exists between chemistry, autocatalysis and what every one would agree is life. But defining the point at which autocatalysis becomes life is like searching for the world’s smallest giant.”

3. Ook hier zijn twee mogelijkheden. Vanuit deze autokatalytische processen ontwikkelden zich volgens Wächterhäuser en Huber eerst genen, gevolgd door cellen en als laatste ontstonden de proteïnen. Ei-ichi en Honda (1999) stellen dat leven begon met aminozuren. Het is evident dat het reeds meerdere malen besproken energieprobleem zich ook hier, meer dan ooit, stelt voor het behoud van nucleïnezuur en aminozuren bij temperaturen om en bij de 300°C.

Toch tonen prebiotische experimenten uitgevoerd door Ei-ichi en Honda (1999) aan dat polymeren van glycine (een aminozuur) zich in dergelijke warmwaterbronnen kunnen ontwikkelen. Om en bij warmwaterbronnen is er een constante circulatie van water: het water dat door deze ‘kokers’ circuleert warmt op en staat toe dat glycine zich vormt. Door de kracht waarmee het water uit zo’n warmwaterbron gestuwd wordt, wordt de pas gevormde glycine getransporteerd naar de koudere lagen in de oceaan, waardoor ze ontsnappen aan de destructieve werking van het warme water. Het gevolg was dat in daarvoor ontwikkelde laboratoriumexperimenten men glycine kreeg die door peptidenbanden aan elkaar gebonden werden en polymeren en oligomeren vormden, los van de werking van ribozymen en ribosomen.

Met de theorie dat leven nabij hydrothermale bronnen ontstond, wordt het terrein van de exobiologie echter nog meer in de richting van spontane generatie en aminozuren geduwd. De opwarming van de oceaan door de circulatie van het water afkomstig van deze bronnen zorgt ervoor dat de hoeveelheid en soorten organisch materiaal (vooral genetisch materiaal) die zich mogelijk in deze oceaan bevonden gelimiteerd worden. Miller en Lazcano (2002: 102):

“[... B]ecause submarine vent systems could destroy organic compounds, their presence would have fixed an upper limit on the concentration of organics in the primitive ocean.”

Ook de idee van panspermia steekt hier, meer dan ooit, de kop op. Miller toonde aan dat leven geen zuurstof vereist, de hydrothermale bronnen tonen aan dat leven geen zonlicht vereist. Energie van om het even welke oorsprong en water zijn voldoende. Overal op aarde waar deze twee elementen gecombineerd worden is leven ontdekt, ook onder de meest

extreme condities. Gespeculeerd wordt daarom dat om het even waar in het universum er zich water bevindt of ooit bevonden heeft, leven of de prebiotische evolutie zich kon voltrekken. Ook Mars bezat ooit water en de meeste wetenschappers zijn ervan overtuigd dat er zich nog steeds water bevindt onder het aardoppervlak van de rode planeet (onder andere Chyba, 1998; Nisbet en Sleep, 2001; Rotschild en Mancinelli, 2001).

2. SPONTANE GENERATIE VAN CELLEN EN PROTEÏNEN

“The flow in the context of our considerations to this point now becomes the sequence: amino acids -> proteinoid -> protocell Although the sequence designated is not the only conceivable primordial sequence, it is the only one for which an experimental model consistent with the geological environment has been reported.”

(Fox en Dose, 1972: 197)

Met de theorie dat leven spontaan ontstond in een oersoep stemmen twee stromingen overeen: één die stelt dat cellen het eerst ontstonden en één die stelt dat proteïnen het eerst de aarde bewoonden. De concepten *cellen-eerst* en *proteïnen-eerst* werden gelanceerd door Moody (Fox en Dose, 1972: 239). Daartegenover staat de theorie dat leven natuurlijk geselecteerd werd in een RNA-wereld waar genen zich het eerst ontwikkelden.

Het gemaakte onderscheid gaat terug tot de Oparin-Haldane hypothese. Oparin, van Russische afkomst, stelde dat cellen zich het eerst zouden ontwikkelen in een oersoep, gevolgd door proteïnen en als laatste de genen.

Zowel Oparin als Haldane waren marxisten, waardoor ze het aannemelijk vonden dat leven ooit geëvolueerd was. Lysenko, de leermeester van Oparin hield er echter een lamarckiaanse opvatting van evolutie op na en verwierp hiermee de neodarwinistische synthese die de nadruk legt op natuurlijke selectie van dominante en recessieve genen, mutaties en erfelijkheid van deze mutaties. Als dualistisch materialist vond Oparin het ook meer normaal dat er een lange chemische evolutie voorafging aan de ontwikkeling van leven, omdat deze gradueler verliep, gaande van minder naar meer complexiteit.

Haldane echter, meer opgevoed in de mendel-morganistische traditie die juist de nadruk legt op het behouden, verspreiden en erfelijk doorgeven van genetisch materiaal, vond het meer normaal dat leven complex begon, met genen. Pas daarna zouden proteïnen en cellen zich ontwikkelen (Srinivasan, 2001: 3-4).

We beginnen met de cellen-eerst theorie, gevolgd door de proteïnen-eerst theorie en in het volgende hoofdstukje gaan we dieper in op de genen-eerst theorie.

2.1. Cellen-eerst

“No other concept in the theory of the origin of life seems to have posed the difficulties that have attended the ideas of the origin of the cell. [...] [T]he question of how molecules could have come to be arranged into an entity as complex as an organism seemed, for a time, an almost insuperable obstacle to imagining a spontaneous origin of life. Although conceptualization of the solution of the problem has posed great difficulty, a first answer from the laboratory for the question of the origin of the primordial cell has proved to be exceedingly simple.”

(Fox en Dose, 1972: 196)

We bespreken twee experimenteel gefundeerde modellen voor de ontwikkeling van de protocel: de coacervaten van Alexander Oparin en de proteïnoïde microsferen van Sidney Fox en Klaus Dose. Deze twee modellen fungeren als inleiding op de eerste grote theorie die we in dit werk zullen bespreken: de double-origin hypothese van Freeman Dyson. Met de nadruk te leggen op de cel toont men het belang aan van de membraanstructuur, die het mogelijk maakt dat een onderscheid tussen een intern en extern milieu wordt gemaakt.

2. 1. 1. Coacervaten

“Les premières substances protéiniques étaient simplement en solution; puis, leur micelles se sont réunies pour former des agglomérations moléculaires et, ensuite elles se sont dégagées de la solution sous forme de petites gouttes flottant dans l’eau : des coacervats, déjà visibles au microscope.” (Oparin, 1955: 59)

Alexander Oparin ontwikkelde als eerste in de jaren twintig van de vorige eeuw een model voor het ontstaan van leven. Zoals gezegd ging Oparin ervan uit dat leven zich ontwikkelde in de oceaan onder een reducerende atmosfeer (Oparin, 1955: 53).

Zijn onderzoek kadert zich in de toen pas ontdekte proteïnen van een cel. Bewezen werd dat proteïnen niet louter passieve elementen zijn aanwezig in het cytoplasma van een cel, maar dat ze een directe bijdrage leverden tot het metabolisme. Daaruit concludeerde hij dat de formatie van proteïnen dus een belangrijke eerste stap was naar de evolutie van levende organismen (Ibid.: 45). Aangenomen werd dat het organisch materiaal noodzakelijk voor de ontwikkelingen van proteïnen zich in deze oceaan bevond. Het Miller experiment fundeerde later hoe men aminozuren kon bekomen, noodzakelijk voor de aanmaak van deze proteïnen (Ibid.: 50-1). De componenten zouden zich dan in de oceaan samenvoegen en coacervaten vormen.

Dat coacervaten een oermodel zijn voor de hedendaagse cel werd voor het eerst gelanceerd in de jaren dertig, door de Nederlander de Jong (Fox en Dose, 1972: 217). Coacervaten worden gemaakt van met elkaar in tegenoverstelling geladen colloïden (geleiachtige elementen), zoals bijvoorbeeld Arabische gom (waar plakkerige snoep zoals zuurtjes en beertjes worden van gemaakt) en gelatine. Deze proteïneachtige elementen worden opgelost in water en in deze oplossing vormen ze clusters, agglomeraties van moleculen. Als deze clusters een zekere grootte bereiken, scheiden ze zich af van de oplossing en vormen kleine microscopisch waarneembare druppels (Oparin, 1955: 58) [zie figuur 4 en 5].

“L’analyse chimique des gouttelettes de coacervat et du liquide qui les entoure nous persuade que toute la substance colloïdale (par exemple, dans le cas cité, la gélatine ou la gomme arabique) est concentrée dans les gouttelettes de coacervat et qu’il ne reste presque pas des molécules de cette substance dans le dissolvant ... C’est ce qui explique cette propriété éminemment distinctive des coacervats, que tout en restant

liquide et imprégnées d'eau, leur gouttelettes ne se mélangent jamais à la solution aqueuse dans laquelle elles se trouvent. ” (Ibid.: 56-7)

Nadat deze coacervaten zich vormen kunnen ze materiaal opnemen uit hun omgeving. Daarom wordt gesteld dat de eerste levende organismen heterotrofen zijn: organismen die in staat zijn voedsel en energie op te nemen uit hun omgeving, in tegenstelling tot autotrofen die in staat zijn hun eigen voedsel en energie noodzakelijk om te overleven zelf te produceren (wat gesteld wordt bij de controversiële Hyperthermale Eden hypothese).

Omdat deze coacervatdruppels zeer makkelijk de elementen aanwezig in hun omgeving kunnen absorberen en ze niet in staat zijn deze elementen – in tegenstelling tot autotrofen – om te zetten in voedsel of energie, raken ze snel vol en bereiken ze een equilibrium (Ibid.: 58). Een equilibrium bereiken houdt in dat het gesloten systeem niet verder kan evolueren.

Verder zijn het ook zeer instabiele structuren, die makkelijk volledig van inhoud kunnen veranderen of decomposeren, maar ze lijken wel inhoudelijk op het vandaag bestaande cytoplasma (celvocht).

Daarom werden deze proteïneachtige protocellen door Oparin beschouwd als de voorgangers van levende cellen. Deze coacervaten zouden zich in de loop van miljoenen jaren kunnen perfectioneren en er zou ook een selectie plaatsvinden omdat individuele coacervaten variëren. Eén van die perfecties zou zijn dat ze in staat zijn te delen. Diegenen die het best aangepast waren aan de omgeving konden verder evolueren, de anderen verdwenen. Proteïnen gevolgd door genen zouden dan in deze coacervaten ontstaan zijn en zich ontwikkeld hebben tot de hedendaagse cel (Ibid.: 60).

Benadrukt wordt door Oparin dat het wel degelijk gaat om voorgangers: de coacervaten zelf kunnen volgens hem nog niet levend genoemd worden.

“Mais est-ce assez pour reconnaître que la goutte de coacervat est vivante ? Non, évidemment. La chose ne se réduit pas ici à la complexité de la composition et à la finesse structurale du protoplasme. Dans le coacervat obtenu artificiellement par nous ou dans la goutte qui s'est formée naturellement en se dégageant de la solution de matières organiques de l'Océan primitif, il lui manquait la « conformité » structurale, cette adaptation de l'organisation interne aux fonctions vitales déterminées qu'elle remplit dans les conditions d'existence donnée, caractéristiques pour le protoplasme de tous les êtres vivants sans exception. ” (Ibid.: 63)

Wat de coacervaten ontbreken om levend genoemd te kunnen worden is enige vorm van *interne zelforganisatie*. Coacervaten zijn namelijk *gesloten* systemen, terwijl levende organismen open systemen zijn die voor een deel actief beslissen wat wordt toegelaten en wat uit de samenstelling wordt geweerd (Fox en Dose, 1972: 221). Een tweede probleem dat zich voordoet is dat deze coacervaten een voorbeeld moeten zijn van hoe leven zich ontwikkelde uit anorganisch materiaal, terwijl de coacervaten laboratorisch gevormd worden uit reeds bestaand organisch materiaal dat tot zijn basiselementen wordt gedecomposeerd waaruit de

druppels zich dan vormen. Hierdoor echter wordt de overgang van anorganische materie naar organische niet geduid (Ibid.: 198).

Genen zelf, besprak Oparin nauwelijks. Hun structuur werd pas later ontdekt.

2.1.2. Proteïnoïde microsferen

“The unit of contemporary life is the cell. The unit of primitive life, by back-extrapolation, was the protocell.”

(Fox en Dose, 1972: 258)

Om de problemen gepaard gaande met Oparins coacervaten te verhelpen, ontwikkelden Fox en Dose laboratorisch proteïnoïde microsferen, proteïneachtige cellen die een soort van coacervaat zijn [zie figuur 6 en 7]. Dit zijn (deels) open systemen en ontstaan uit de samenvoeging van monomeren die zich zeer waarschijnlijk op de primitieve aarde bevonden in plaats van polymeren op hun beurt afkomstig van reeds bestaande organische materie, wat bij Oparins experimenten het geval was. Als gesteld wordt dat deze sferen *open* systemen zijn dan wil dit zeggen dat ze theoretisch in staat zijn energie op te nemen uit hun omgeving, waardoor ze tijdens hun evolutie in complexiteit kunnen toenemen (Fox en Dose, 1972: 197).

De microscopisch waarneembare proteïnoïde microsferen lijken qua vorm sterk op coccoïde bacteriën. Ze zijn meestal sferisch van vorm, maar er zijn ook afwijkingen van deze structuur die sterk lijken op elementen gevonden in meteoren en microfossielen (Ibid.: 202).

Verder zijn ze uniform in diameter, een eigenschap die ze delen met levende cellen. Dat deze sferen gelijke maar niet identieke eenheden zijn, versterkt de idee van een spontane evolutie, *waarna* natuurlijke selectie ontstond die selecteerde tussen deze structuren.

“Presence of a large number of similar units would have most efficiently set the stage for Darwinian selection.” (Ibid.: 203)

In tegenstelling tot Oparins coacervaten, vertonen deze sferen een zeer grote stabiliteit, die afhankelijk is van hun vorm, de uniformiteit in diameter, evenals de werking van interne reacties. De sferen kunnen zwellen en krimpen en intern materiaal kan de sfeer verlaten ten gevolge van willekeurige diffusie. Twee sferen kunnen ook fusioneren tot één sfeer of verbonden worden met elkaar waarbij, weer door willekeurige diffusie (Browniaanse bewegingen), elementen uitgewisseld kunnen worden. Hun celwand bestaat daarbij uit een dubbele laag die twee tot vier keer dikker is dan die van een hedendaagse cel. Verder doen zich ook delingen van de sferen voor ten gevolge van oppervlaktedruk (wat ook kan waargenomen worden bij zeepbellen en oliedruppels) die de sferen breekt of ten gevolge van de afsplitsing van kleine eveneens sferische uitspannels die met de microsfeer verbonden waren (Ibid.: 205-12).

Ook deze sferen zijn heterotrofen: ze halen hun componenten uit de omgeving.

Belangrijkste punt echter is dat zelfs al zijn ze heterotroof, deze protocellen niet volledig passief zijn maar een zekere vorm van *selectiviteit* bezitten. Zo worden opgenomen polysachariden selectief behouden, diffusie doet zich steeds van intern naar extern voor en in water kunnen ze elkaar afstoten of verbindingen maken. Deze selectiviteit verschilt van natuurlijke selectie (dat strikt genomen stelt dat wat behouden blijft het gevolg is van de interactie tussen een passief individu en de omgeving die indirect actief hierop selecteert) omdat de selectiviteit zich intern afspeelt, ten gevolge van een zekere vorm van interne *zelforganisatie* (Ibid.: 209).

De proteïnoïde microsfeer is dus gelimiteerd in zijn heterogeniteit en daarom deels *zelfordenend* (Ibid.: 242).

Dit concept van *zelforganisatie* is zoals we zullen zien één van de basisconcepten van de theorie dat leven spontaan ontstond met de ontwikkeling van cellen en/of proteïnen. Door het gebruik van deze term wordt een heel andere invulling gegeven aan wat juist evolutie is, verschillend van het neodarwinistisch paradigma.

Aangenomen dat dergelijke proteïneachtige cellen zich konden ontwikkelen op de primitieve aarde, stellen deze theoretici de vraag hoe deze proteïnoïde microsferen konden evolueren tot een hedendaagse nucleïnezuur bevattende cel. Daarbij wordt voorondersteld dat er een fase was waarbij deze proteïneachtige systemen in zekere mate een hoeveelheid informatie konden doorgeven aan hun nakomelingen, los van genetisch materiaal.

We zagen bij de bespreking van de hypothetische RNA-wereld dat één van de belangrijkste redenen om deze te vooronderstellen was dat proteïnen of proteïneachtige cellen niet in staat zouden zijn informatie door te geven aan de volgende generatie. Dus zelfs als zouden proteïnen zich willekeurig kunnen samenstellen in een oersoep, dan nog zouden ze hun informatie niet kunnen doorgeven aan de volgende generatie, omdat ze geen informatiesysteem bevatten dat het mogelijk maakt exacte kopieën te maken van de voorganger. De informatie zou daarom van generatie op generatie verdwijnen. Informatie werd daarbij gedefinieerd als de specifieke sequentie van nucleotidebasen.

Wat de theoretici van de cellen eerste stroming doen, is informatie definiëren aan de hand van de *interne selectiviteit* van een cel. Zoals we zagen zijn de proteïnoïde microsferen in staat selectief gedrag te vertonen: zodra bepaalde elementen geabsorbeerd werden uit de omgeving, zullen bepaalde van deze stoffen met een grotere waarschijnlijkheid dan andere behouden blijven. Dit is een vorm van '*selectiviteit van de grens*' door het membraan (Ibid.: 209). Dit selectief gedrag is een vorm van interne zelforganisatie en kan eveneens begrepen worden als informatie. Informatie wordt in deze context begrepen als de capaciteit voor *selectieve interactie* van een molecule of een systeem met een andere molecule of systeem (Ibid.: 239). Niet alleen het membraan kent een zekere autonomie met betrekking tot wat het toelaat en weert, ook de microsferen zelf als systeem kunnen elkaar afstoten en aantrekken als ze in een waterachtige oplossing worden gebracht.

Deze selectiviteit van de grens en de zelforganisatie die daarmee gepaard gaat is slechts mogelijk als er een membraan is dat binnen van buiten onderscheidt. Daarom wordt de nadruk gelegd op de membraanstructuur van de cel, noodzakelijk voor de prille evolutie van leven.

Als deze cellen zich dan delen, zullen de dochtercellen eveneens (omdat ze dezelfde structuur vertonen als de parentale cellen) dit selectieve gedrag vertonen. De meeste cellen hebben in de natuur dezelfde grootte. Er bestaat een evenwicht tussen de inwendige druk van een cel - voor een deel afhankelijk van de osmotische waarden van de vloeistof in een cel (het celplasma) - en de celwand. Dit evenwicht tussen oppervlakte en volume wordt bij groei verbroken en heeft deling tot gevolg. De cellen delen zich als ze te groot worden: wanneer de oppervlakte van een cel toeneemt met de tweede macht, neemt het volume van de cel toe met de derde macht, waardoor een onevenwicht ontstaat tussen oppervlakte en volume en dan deelt de cel zich automatisch. Gevolg is dat de dochtercel deels uit hetzelfde materiaal als de parentale cel is gemaakt (omdat ze de helft is van de 'gezwollen' parentale cel). Omdat deze cel daardoor dezelfde structuur en elementen bevat, zal ook deze cel dezelfde selectiviteit vertonen als de parentale cel en dus hetzelfde proces van interne zelforganisatie uitvoeren en op haar beurt eveneens selectiviteit vertonen wat betreft haar heterogeniteit. Informatie wordt daarom volgens deze theoretici doorgegeven van celgeneratie op celgeneratie. Informatie wordt daarbij niet inhoudelijk gedefinieerd (wat wel het geval is als men spreekt over een specifieke sequentie van nucleotiden), maar heeft betrekking op dezelfde interne processen van zelforganisatie en selectiviteit die zich voltrekken binnen zo'n cel.

Een volgende stap in de redenering is dat deze proteïneachtige cellen die reeds informatie konden doorgeven, evolueerden tot proteïnecellen, dat de interne selectiviteit er met andere woorden voor zorgde dat aminozuren (zowel links- als rechtshandige) die aan de basis liggen van proteïnen meer geselecteerd werden en dus intern behouden werden, waardoor de mogelijkheid dat deze aminozuren zich samenvoegden tot proteïnen in waarschijnlijkheid toenam (omdat de verschillende aminozuren gecompartmenteerd zijn in een cel en zich dus zeer dicht bij elkaar bevinden wat de kans op interacties sowieso verhoogt). Deze proteïnen zouden zowel uit links- als rechtshandige aminozuren kunnen zijn opgebouwd. Nucleïnezuur zou een mogelijk bijproduct zijn van deze interne processen (A en G vormen zich ook zeer makkelijk in de oersoep en als ze eveneens toevallig geabsorbeerd zouden worden door deze cellen genieten ze bescherming tegen de omgeving en de schadelijke energie van bijvoorbeeld de zon door het celmembraan).

In een hedendaagse cel zijn de informatieprocessen lineair: DNA bevat informatie voor RNA en deze bezit informatie voor het maken van proteïnen. Het DNA en RNA heeft geen invloed meer op de proteïnen zodra deze gevormd worden. Proteïnen zijn in staat de werking van het nucleïnezuur te katalyseren, maar zijn niet in staat informatie door te geven aan nucleïnezuur¹⁴. Nucleïnezuur vandaag codeert enkel voor linkshandige aminozuren, wat deze lineaire keten van informatiestroom bevestigt. Maar met Miller weten we dat ook rechtshandige aminozuren in de oersoep aanwezig kunnen zijn en Fox en Dose (1972: 228) stellen dat microsferen uit zowel links- als rechtshandige aminozuren en dus mogelijk uit proteïnen samengesteld kunnen zijn.

Daarom is het mogelijk aan te nemen dat informatie in de beginfase zowel van proteïnoïde microsferen naar proteïnoïde microsferen vloeide (informatie begrepen als interne zelforganisatie) en het is eveneens mogelijk dat informatie vloeide van proteïnen naar genen

in plaats van enkel van genen naar proteïnen. Er is geen enkele natuurwet die dit proces niet toelaat.

“What is significant is the possibility that information could have flowed originally from proteins to nucleic acids as well as in the reverse direction.” (Ibid.: 228)

Meer zelfs, de meeste fenomenen en processen die zich vandaag voordoen binnen een cel zijn afkomstig van de werking van proteïnen. Nucleïnezuur is iets dat vooral een rol speelt bij de erfelijke doorgave van ouders naar kinderen. De activiteiten die zich voordoen in en tijdens een celcyclus zijn vooral het gevolg van proteïnen en proteïne-nucleïnezuur interacties (Ibid.: 245).

“In this view, the life cycle of the first cell could perhaps have proceeded with protein alone; it could not have occurred with nucleic acid alone.” (Ibid.: 240)

Na de ontwikkeling van de cel is het daarom meer waarschijnlijk dat de proteïnen zich eerst ontwikkelden en genen pas later ontstonden. Proteïnoïde microsferen zijn enerzijds deels zelfgeordend, waardoor ze geen genen vereisen in hun beginfase; anderzijds, omdat ze deels heterotroof zijn, konden ze een hele celcyclus zonder genen volbrengen en zelfs ‘reproduceren’ (begrepen als delen) tot uitputting van het milieu. Was er uitputting van het milieu, dan bleven ze behouden door hun stabiele structuur tot de omgevingsfactoren weer gunstig waren en ze terug elementen uit de omgeving konden opnemen waardoor hun processen herstartten (Ibid.: 245).

“A nucleic acid-coding system was, however, not necessary at this stage. The instructions for the behaviour in the protocellular life cycle were in the proteinoid, and were derived from the mixture of diverse precursor amino acids and their differing reactivities. [...] This nucleic acid-free unit could have functioned as a pregenetic structure since it was still in the environment-individual limbo.” (Ibid.: 245)

2.2. Freeman Dysons Double-Origin hypothese

“The history which I find illuminating is the kind which the professionals call ‘anecdotal’. I am interested in individual people, not in social and economic statistics. In selecting my cast of characters I make no attempt to be neutral. I confess to a strong bias. I am biased in favour of people who are unorthodox and articulate, and against people who are orthodox and dull.”

(Freeman Dyson, 1990: 35)

Tot nog toe hebben we het in deze tekst gehouden bij de weergave van verschillende experimenten en de gevolgen die men hieruit kan trekken. Nu gaan we meer de filosofische, theoretische toer op.

2.2.1. De noodzakelijke voorwaarden en voldoende grond voor leven

In de inleiding stelden we ons drie vragen: (1) kan een gen bestaan zonder een cel; (2) kan een cel bestaan zonder genen; (3) kunnen proteïnen op zich bestaan ?

Deze vragen hebben betrekking op de vraag of, als men spreekt over leven, men hiermee steeds een (deels) genetisch gedetermineerd leven bedoelt. Moet leven steeds genen bezitten ? Zijn genen een noodzakelijke voorwaarde om iets als levend te benoemen of zijn ze slechts een voldoende grond waardoor leven *kan* ontstaan, zonder dat dit noodzakelijk is ?

Als genen een noodzakelijke voorwaarde voor leven zijn, houdt dit immers in dat bij de definiëring van een levend organisme, genen een cruciale rol spelen. Zonder genen, geen leven. Genen worden dan begrepen als datgene wat iets tot leven maakt, waardoor de vraag ontstaat of genen – begrepen als zijnde de essentiële eigenschap van leven – zelf ook als levend verstaan kunnen worden.

Als genen echter slechts een voldoende grond zijn, een mogelijkhedenvoorwaarde waardoor leven kan ontstaan, dan betekent dit dat genen niet noodzakelijk deel uitmaken van een definitie die we geven aan leven. De aanwezigheid van genen in een bepaald organisme kan ervoor zorgen dat we dit als een factor nemen waardoor we het organisme levend noemen, maar er kunnen ook andere factoren een rol spelen. Genen op zich kunnen dan niet als levend beschouwd worden, omdat ze slechts één factor zijn die ervoor zorgt dat leven kan ontstaan. De vraag die hieruit volgt is of andere factoren, los van genen, er ook kunnen toe leiden dat we een organisme als levend benoemen.

Vragen naar de noodzakelijke voorwaarden en de voldoende grond om iets als leven te benoemen hangt vast aan de vraag naar de *oorsprong* van leven: namelijk vanaf wanneer is leven kunnen ontstaan en vanaf wanneer spreekt men van een levend organisme ?

Daarom dat we ons bovenstaande vragen stellen: één, kan een gen bestaan zonder een organisme of kleiner, een cel en is dit dan reeds levend; en twee, omgekeerd, kan een organisme of een cel bestaan zonder genen en kunnen we dit levend noemen ?

Is het met andere woorden mogelijk dat, wat betreft de eerste vraag, er een gen bestaat voor bijvoorbeeld blauwe ogen, zonder dat er een organisme bestaat, dat in zich dit gen dominant of recessief huisvest ? Daarmee wordt niet bedoeld of het zinvol is dat er een gen bestaat voor blauwe ogen, zonder dat er een organisme bestaat dat blauwe ogen heeft, of een recessief gen draagt dat codeert voor blauwe ogen. De vraag die gesteld wordt is of het mogelijk is dat zo'n gen bestaat los van een cel en leeft.

Eigen gaat ervan uit dat het theoretisch mogelijk is aan te nemen dat leven begon met het ontstaan van genen die functioneerden als autokatalytische moleculen, in staat zichzelf te behouden en zichzelf te kopiëren los van proteïnen en een celwand. Hij noemt deze 'individuen' en impliceert daarbij dat men ze als leven kan begrijpen, wat ons een antwoord geeft op de eerste vraag. De metabolische functie van leven wordt secundair gezien aan de

replicatieve functie, omdat genen informatie dragen: ze coderen welke aminozuren gemaakt worden en derhalve bepalen ook de genen indirect welke metabolische functies proteïnen kunnen uitvoeren. De oorsprong van leven wordt daarbij gelijk gesteld aan de oorsprong van informatie. Op Eigen komen we later uitgebreid terug, maar hier is al een voorsmaakje:

“Since 1953, we have known how genes are build up, and how, within them, the transition from inanimate matter to the ‘blueprint of life’ takes place. The sub-units of genes are ‘elementary’ molecular groups in the chemical sense, chemical units. Only when they are linked up in the DNA molecules does a new, life-specific quality arise: *information*. Indeed, DNA is equipped with the most conspicuous properties of life.” (Eigen, 1996: vii)

of:

“Thus, [first] the origin of the genetic code and the cells translation machinery, followed by their integration into a unit to be imposed on all later life-forms, [... .] The prospect of documenting the entire genetic information of many organisms within the foreseeable future opens further possibilities for a well-founded reconstruction of the historical origin of life.” (Ibid.: 8)

en:

“The nucleic acids lie at the border between chemistry and biology. Their special chemical properties provide the prerequisites for the emergence of living organisms from inert matter. (Ibid.: 65). “If we assume that the origin of life depended *inter alia* upon the ability to store and to pass on information, then the questions [how old are the first life forms] is as good as answered when we have found out how old the genetic code is.” (Ibid.: 62)

Freeman Dyson beantwoordt onze tweede vraag: of een organisme kan bestaan zonder genen. In zijn boek, *Infinite in all directions* (Dyson, 1990) stelt hij zich eveneens de vraag naar de oorsprong van leven, maar doet dit op een andere manier dan Eigen.

Alles wat vandaag leeft, voldoet aan twee voorwaarden: elke cel bezit steeds een *metabolisme* en elke cel is in staat tot *reproductie*. Beide processen zijn sterk aan elkaar gekoppeld. Het metabolisme is afkomstig van de celorganisatie, op zijn beurt afkomstig van de werking van proteïnen die de processen katalyseren. De *metabolische functie* bestaat erin stoffen uit de omgeving op te nemen om ze om te zetten in energie en onbruikbare stoffen af te scheiden. De proteïnen aan de basis van deze metabolische functie zorgen daarom voor de ‘integriteit’ van een cel, de mogelijkheid om zichzelf te behouden.

Proteïnen worden gecodeerd door genen en deze laatste zijn in staat tot *reproductie*¹⁵. Alle leven vandaag bestaat dus uit de interactie tussen genen en proteïnen. Genen vandaag zijn daarbij de bestaansvoorwaarde, de mogelijksvoorwaarde voor de in een cel aanwezige

proteïnen. De *replicatieve functie* staat toe dat genen kunnen repliceren, waarbij een exacte kopie gemaakt wordt van de nucleïnezuren. Proteïnen worden gemaakt door het volgen van instructies, deze worden bij de reproductie van een cel niet gekopieerd, de erfelijke informatie aanwezig in de nucleïnezuren wel (Dyson, 1990: 57).

Deze twee functies kunnen ook nog op een andere manier begrepen worden. Dyson wijst erop dat Schrödinger replicatie verklaarde als kwantum mechanische stabiliteit van moleculaire structuren, terwijl metabolisme de activiteit is van een levende cel, waarbij vrije energie uit de omgeving wordt gehaald volgens de wetten van de thermodynamica (Dyson, 1990: 61). Metabolisme vereist dus activiteit, replicatie stabiliteit.

Verder moet er ook een onderscheid gemaakt worden tussen *replicatie* en *reproductie*: cellen kunnen zich *reproducen*, wat betekent dat ze in twee dochtercellen delen, waarbij elke dochtercel ongeveer gelijke delen van de cellulaire onderdelen krijgt. Als moleculen (zoals bijvoorbeeld genen) *repliceren*, wordt een exacte kopie van die molecule gemaakt.

“Cells can reproduce, but only molecules can replicate.” (Ibid.: 62)

Enerzijds gaat de reproductie van cellen nu steeds gepaard met de replicatie van nucleïnezuren, anderzijds kunnen nucleïnezuren repliceren zonder dat het nodig is dat de cel zelf zich reproduceert.

Ook Dyson stelt zich daarbij de kip-of-het-ei vraag: zijn genen en proteïnen samen ontstaan, of hebben ze beide een verschillende ontstaanscontext gehad, waarna een interactie is ontstaan tussen beide elementen ? Als ze apart ontstonden, wat was dan eerst en kunnen we dat reeds leven noemen ?

“Is life one thing or two things ? Is there a logical connection between metabolism and replication ? Can we imagine metabolic life without replication or replicative life without metabolism ?” ((Ibid.: 61)

Dyson vindt zijn antwoord bij John von Neumann, de uitvinder van de computer: een computer heeft twee basisbestanddelen: hardware en software. Hardware kan grofweg gezien worden als cellen met proteïnen, het verwerkt informatie. Software, zijn de nucleïnezuren van een cel: ze zijn de belichaming van informatie. Wil men een zelfreproducerend automaton maken, dan zijn beide onderdelen noodzakelijk. Maar logisch gezien komt hardware voor software. Hardware kan bestaan zonder software: het kan in zijn eigen metabolisme voorzien, zolang het in staat is om voedsel uit de omgeving op te nemen. Software echter, zonder hardware moet een parasiet zijn, met andere woorden het kan slechts functioneren, als het andere automata hun hardware kan lenen (Dyson, 1990: 56)¹⁶.

Anders gezegd, het is theoretisch mogelijk om aan te nemen dat cellen met proteïnen kunnen bestaan zonder genen: proteïnen kunnen in hun eigen metabolisme voorzien - ten gevolge van homeostatische processen, waar we straks op terug komen - zolang de cel in staat is voedsel uit de omgeving op te nemen. Genen echter, op zich, zonder dat ze gebruik maken van een metabolisme van een cel, moeten parasieten zijn, ze kunnen slechts functioneren als

ze het metabolisme van een reeds bestaande cel kunnen gebruiken. (Replicatie van genen is namelijk steeds afhankelijk van proteïnen die deze processen katalyseren.)

Daarbij sluit Dyson zich (niet expliciet) aan bij Fox en Dose: in het begin kan het mogelijk zijn dat er een celcyclus bestaat, los van genetisch materiaal. De eerste cellen zouden kunnen functioneren met proteïnen alleen, ze zouden niet kunnen functioneren als ze louter uit genen bestaan. Genen zijn dus volgens Dyson geen noodzakelijke voorwaarde om iets als levend te benoemen. Proteïne cellen die in staat zijn een metabolische functie uit te voeren, kunnen reeds levend genoemd worden.

2.2.2. Parasitisme en het eerste en tweede leven

Hoe metabolisme en replicatie - aminozuren en nucleïne zuren - vandaag de dag ook met elkaar verbonden mogen zijn, het is logisch mogelijk om organismen te postuleren, die bestaan louter uit hardware, met andere woorden in staat tot metabolisme en reproductie, niet in staat tot replicatie. En het is mogelijk organismen te postuleren die bestaan, louter uit software, die dus de mogelijkheid bezitten tot replicatie maar geen metabolische functie kunnen uitvoeren (Dyson, 1990: 63).

Een voorbeeld van deze laatste is de bacteriofaag, een virus dat als parasiet in een bacterie dringt waar het zich kan repliceren. Op zich kan deze bacteriofaag zich niet repliceren, omdat het zijn metabolische functie is kwijtgeraakt (of nooit gehad heeft, theoretici zijn het hier niet over eens). Derhalve is deze faag genoodzaakt als parasiet in een reeds bestaande bacterie te 'leven', wil het in staat zijn te repliceren (Dyson, 1990: 60).

Hieruit concludeert Dyson dat het organisme enkel in staat tot replicatie wordt genoodzaakt een parasiet te zijn van het organisme enkel in staat tot metabolisme. Dyson (1990: 63):

“Organisms specializing in replication tend to be parasites [...] Hosts must exist before there can be parasites. The survival of the hosts is a precondition for the survival of parasites. Somebody must eat and grow to provide a home for those who can only replicate.”

Als we ons dan keren naar de vraag of leven één of twee processen zijn en we nu weten dat het twee processen zijn en dat beide logisch van elkaar kunnen gescheiden worden, hebben we weer twee mogelijkheden als we nu de vraag stellen naar de oorsprong van leven. Leven begon ofwel één keer ofwel twee keer.

Als het één keer begon, moeten de twee functies van leven: metabolisme en replicatie als geheel ontstaan zijn. De oercel of oercellen bevatten dan van in het begin zowel aminozuren als nucleïne zuren.

Of leven moet twee keer begonnen zijn: een keer met wezens enkel in staat tot metabolisme, een andere keer met wezens enkel in staat tot replicatie. Als dit het geval was – en dit is belangrijk - is het noodzakelijk zo dat de eerste keer dat leven ontstond, dit leven enkel in staat was tot metabolisme. Leven enkel in staat tot replicatie, kan slechts bestaan als

het een metabolisme van iets anders kan gebruiken. Het eerste leven moeten dan oercellen zijn die bestaan uit proteïnen, het tweede oercellen samengesteld uit nucleïnezuren. Proteïne cellen kunnen dan ook al zeer lang bestaan hebben en hun metabolisme steeds verbeterd hebben. Deze cellen zouden ook in staat kunnen zijn zich te reproduceren, los van de replicatie van nucleïnezuur. Vandaag gaat de reproductie van een cel, zoals gezegd, steeds gepaard met de replicatie van nucleïnezuur, maar ook dit is niet logisch noodzakelijk. Nucleïnezuur zou zich dan *in* zo'n cel kunnen ontwikkelen en daarbij als parasiet het metabolisme van de reeds bestaande cel gebruiken (Ibid.: 64).

Met deze stelling gaat Dyson zelfs verder dan Fox en Dose: het is logisch noodzakelijk dat ofwel beide elementen van in het begin aanwezig zijn in een cel ofwel leven begon met cellen uitsluitend samengesteld uit proteïnen, waarna nucleïnezuur zich als parasiet in dit reeds bestaande leven kon ontwikkelen. Als leven twee keer ontstond, zijn nucleïnezuren logisch het laatst.

De hypothese dat leven twee keer begon, één keer als metabolisme en een keer als informatie, wordt door Dyson de "*double-origin hypothesis*" genoemd.

"According to the double-origin hypothesis, RNA was not the original living molecule. The original living molecules in this hypothesis were proteins, and life of a sort was already established before RNA came into the picture." (Dyson, 1990: 68) "It proposes that the original living creatures were cells with a metabolic apparatus but with no genetic apparatus. Such cells would lack the capacity for exact replication but could grow and divide and reproduce themselves in an approximate statistical fashion." (Ibid.: 69)

Dysons hypothese stelt dus dat het eerste leven bestond uit proteïne cellen die in staat waren tot metabolisme en tot reproductie door celdeling, terwijl ze niet in staat waren te repliceren, omdat ze genetisch materiaal ontbraken. Waarom ?

Wel, de reeds besproken proeven uitgevoerd door Eigen en Orgel beschrijven hoe RNA laboratoriums gevormd kan worden met RNA zonder een proteïne, of zonder RNA maar met proteïnen. Voor beide theoretici is dit voldoende bewijs om aan te nemen dat men de oorsprong van leven moet gaan zoeken bij de oorsprong van nucleïnezuur. Voor Dyson (Ibid.: 67) echter niet:

"In a living cell we use both RNA and protein. If we suppose that RNA was the original molecule, then to understand the origin of life we have to make RNA using neither RNA nor protein. Neither Eigen nor Orgel has come close to achieving this goal."

Daarmee ontkent Dyson niet het belang van de experimenten van Eigen en Orgel, alleen gaan ze voor hem een beetje te snel. RNA kwam volgens Dyson pas later en wat Eigen en Orgel beschrijven is volgens Dyson de tweede origine, het later ontstaan van een parasiet: RNA.

Daarbij synthetiseert hij de theorieën van Oparin en Eigen op een marguliaanse manier.

“The Eigen and Orgel experiment are exploring the evolution of RNA under conditions appropriate to the second origin of life. They come close to describing a parasitic development of RNA life within an environment created by a pre-existing protein life. Concerning the first origin of life, the origin of protein life and protein metabolism, they say nothing. The origin of metabolism is the next great virgin territory which is waiting for the experimental chemists to explore.” (Ibid.: 68) “I am suggesting that the Oparin and Eigen theories make more sense if they are put together and interpreted as the two halves of a double-origin theory. In this case, Oparin and Eigen may both be right. Oparin is describing the first origin of life and Eigen the second.” (Ibid.: 81)

Het eerste leven bestond volgens Dyson uit proteïne cellen vergelijkbaar met Oparins coacervaten. In tegenspraak met Oparins experimenten neemt Dyson aan dat deze coacervaten in staat zijn zich te delen en dus te reproduceren. Daarom bespraken we boven de proteïnoïde microsferen die Fox en Dose laboratorisch ontwikkelden. Deze sferen zijn een soort coacervaat, die wel in staat zijn tot reproductie. Dyson gebruikt deze experimenten niet om zijn hypothese te funderen en refereert ook niet naar hun werk, maar het gedrag dat volgens hem eigen was aan het eerste leven lijkt sterk op het gedrag dat proteïnoïde microsferen vertonen. Dysons hypothese omtrent de oorsprong van het eerste leven, hoewel hij er schijnbaar zelf niet van op de hoogte is, is dus experimenteel te funderen.

Nu, het is niet zo dat Dyson dogmatisch is in zijn keuze voor de theorie van Oparin, de voornaamste reden dat hij ze gebruikt is omdat ze ‘uit de mode is’ en tegenwind biedt aan Eigen en Orgels theorie.

“I happen to prefer the Oparin theory, not because it is necessarily right but because it is unfashionable. In recent years the attention of the experts has been concentrated upon the Eigen theory, and the Oparin theory has been neglected. The Oparin theory deserves a more careful analysis in the light of modern knowledge.” (Ibid.: 80)

Er is tot nog toe geen enkele wetenschappelijke reden om een oorsprong met proteïne cellen van de hand te doen, alleen is de interesse in biologenland momenteel gericht op de oorsprong van genen.

We kunnen Dysons hypothese omtrent het eerste leven daarom ook begrijpen als meer van toepassing op proteïnoïde microsferen, wat we vanaf hier dan ook zullen doen.

De eerste cellen waren in staat tot metabolisme en door de celreproductie zouden ze ook hun metabolisme steeds meer kunnen verfijnen. Een van die verfijningen volgens Dyson zou het synthetiseren van adenosine trifosfaat (ATP) kunnen zijn. Ook hier geeft Dyson geen reden waarom ATP zich zou kunnen vormen, maar boven zagen we reeds dat Oró in 1961 in staat was experimenteel Adenine te produceren en hij toonde ook experimenteel aan hoe het mogelijk is om van A naar ATP te gaan. Ook Fox en Dose beschreven proeven hoe men

prebiotisch tot ATP kan komen dat de proteïnoïde microsferen vervolgens van energie kan voorzien (Fox en Dose, 1972: 212, 252).

Eens de oercellen ATP bezaten, zou zich op basis hiervan in de cel adenosine monofosfaat (AMP) kunnen ontwikkelen. ATP en AMP hebben bijna identische structuren, maar totaal verschillende functies in hedendaagse cellen. ATP is een molecule die in staat is energie te behouden en daardoor de cel van energie te voorzien. Deze kan dus begrepen worden als deel van de hardware, de activiteit van de cel. AMP is één van de nucleotiden die RNA maken, drager van informatie. ATP bestaat uit één adenine base, één suikermolecule en drie fosfaationen, die samen een specifieke structuur vormen. AMP heeft diezelfde structuur en diezelfde bestanddelen, op twee fosfaationen na. Om van ATP naar AMP te gaan, is het voldoende om de drie fosfaten te vervangen door één fosfaat (Ibid.: 70).

Dyson stelt daarom voor dat de primitieve cellen die ATP bezaten in staat waren energie te behouden en een metabolische functie (eten, verteren en excreteren) uit te voeren. Door de werking van ATP moleculen werden ze overspoeld met AMP moleculen, die ontstonden als restproducten of variaties van ATP.

“This was a dangerously explosive situation. In one cell which happened to be carrying an unusually rich supply of nucleotides, an *accident* occurred. The nucleotides began doing the Eigen experiment on RNA synthesis, three billion years before it was done by Eigen. Within the cell, with some help of pre-existing proteins, the nucleotides produced an RNA molecule which then continued to replicate itself. In this way RNA first appeared as a parasitic disease within the cell. The first cells in which the RNA disease occurred probably became sick and died.” (Ibid.: 70)

De tweede oorsprong van leven is zoals gezegd de theorie van Eigen. Dyson verklaart niet hoe de andere nucleotiden ten tonele kwamen, maar boven staat reeds beschreven dat verschillende prebiotische experimenten de nucleotiden kunnen produceren. Het besproken energieprobleem is echter een probleem voor onbeschermde nucleotiden: als deze zich niet bevinden in een beschermende celwand, dan worden ze vernietigd door hitte afkomstig van bijvoorbeeld de stralen van de zon. Als deze echter toevallig geabsorbeerd werden door proteïne cellen die lijken op coacervaten of proteïnoïde microsferen, zouden ze beschermd kunnen worden door deze celachtige structuren tegen het externe milieu.

Als in Dysons proteïne cellen nucleotiden aanwezig waren, is het mogelijk dat deze het Eigen experiment deden: dat de vrije nucleotiden met de hulp van een proteïnekatalysator RNA vormden.

Belangrijk hierbij is dat Dyson deze invasie van RNA karakteriseert als een gevaarlijke situatie. Gevaarlijk voor de reeds bestaande cellen. Deze werden overspoeld met moleculen, een dagelijkse gewoonte, maar deze moleculen konden het metabolisme van die reeds bestaande cellen gebruiken om RNA te maken. Plots heeft de oorspronkelijke cel meer dan ze vroeg: RNA. Ze weet niet wat er mee aan te vangen, probeert het te vernietigen, wat niet lukt en gaat er uiteindelijk aan dood. Maar aangezien er waarschijnlijk meer en meer cellen geïnfecteerd werden met dit vreemde RNA, door de werking van hun eigen ATP, hun eigen

metabolisme, dat kan leiden tot AMP werd de situatie alsmaar gevaarlijker. Ofwel ging het reeds bestaande leven dood, ofwel paste het zich aan, vormde het een *symbiose* met RNA.

Daardoor komen we tot het derde element: de marguliaanse manier waarop Dyson de theorieën van Oparin en Eigen synthetiseert tot de double-origin hypothese.

‘Symbiose’ komt van de ‘serieel endo-symbiotische theorie’ van Lynn Margulis, een theorie die we later bespreken. Momenteel volstaat het om te zeggen dat Margulis een theorie ontwikkelde die toont hoe reeds bestaande organismen permanent in elkaar gaan leven, waarbij parasitisme overgaat in symbiose. Bij parasitisme is het ‘samenleven’ van twee structuren steeds nadelig voor een van beide partijen, terwijl bij symbiose de interactie tussen oorspronkelijke parasiet en gastheer voor beide noodzakelijk en in zekere zin, voordelig wordt. In zekere zin, want als beide los van elkaar zouden leven, zouden ze sterven en sterven wordt begrepen als nadelig. De interactie tussen ooit op zichzelf levende individuen wordt noodzakelijk omdat beide een nieuwe structuur vormen die niet toelaat dat beide elementen zichzelf kunnen behouden los van elkaar.

RNA, het tweede leven, was volgens Dyson oorspronkelijk de eerste parasiet. Het eerste leven ging er waarschijnlijk aan dood maar met de tijd zijn het eerste en tweede leven geëvolueerd tot symbionten. Voor Margulis zelf, is het ontstaan van leven er in zijn geheel gekomen: proteïnen en nucleïnezuren zijn vanaf het begin samen in de cel aanwezig. Wat Dyson doet is Margulis verder doordenken, tot aan het ontstaan van voor hem het eerste leven, om daar haar theorie toe te passen en zo te verklaren dat het tweede leven: één, het reeds bestaande nodig had om zich te ontwikkelen, twee, voor dat bestaande leven een parasiet was en drie, die twee levens een symbiose gevormd hebben. Dan hebben ze, vier, over miljoenen jaren ‘geleerd’ om gebruik te maken van de replicerende functie van RNA, om vijf, tot het genetisch apparaat van vandaag uit te groeien.

“The primal symbiosis of protein-based life and parasitic RNA grew gradually into a harmonious unity, the modern genetic apparatus.” (Ibid.: 70)

2.2.3. Foutentolerantie van het eerste leven, een theoretisch model

De double-origin hypothese van Dyson is een onbewezen hypothese, geen theorie. Het idee dat RNA, in het verlengde van de theorieën van Margulis, als de eerste parasiet kan gezien worden waarmee, de op zichzelf functionerende bestaande cellen, af te rekenen kregen is slechts “*a poetic fancy*”, zoals Dyson (Ibid.:71) het zelf zegt. Opdat het een theorie zou kunnen worden, zo merkt Dyson op, moeten er eerst experimenten uitgevoerd worden en indien deze zijn hypothese niet weerleggen, kan men het begrijpen als een mogelijke theorie.

Toch zijn er verschillende redenen om in die richting te zoeken, waarbij *een* van de belangrijkste het reeds besproken Miller experiment is. Amino-zuren vormen zich zeer makkelijk in prebiotische experimenten, terwijl dit niet het geval is voor nucleïnezuren.

“This conclusion may be considered to favour the double-origin hypothesis and to argue against a single-origin hypothesis for the origin of life. A single-origin

hypothesis requires both amino acids and nucleotides to be synthesized by natural processes before life began. The double-origin hypothesis requires only amino acids to be synthesized pre-biotically, the nucleotides being formed later as a by-product of protein metabolism.” (Dyson, 1990: 76)

Een *tweede* reden is dat Eigens theorie te kampen heeft met de “*error catastrophe*”. Als replicatie er vanaf het begin bij is, moet deze replicatie ook zo accuraat mogelijk gebeuren, het moet zo weinig mogelijk fouten tijdens het kopiëren toelaten. Is dit wel het geval, wat aannemelijk is bij de eerste ‘primitieve’ genen, dan leidt dit tot een accumulatie van fouten, doorgegeven van generatie op generatie, met als gevolg een deterioratie van de informatie die het met zich meedraagt. Voor het genetisch apparaat zich reeds goed heeft kunnen ontwikkelen zou het daarom zichzelf vernietigen.

Men mag namelijk niet vergeten dat DNA vandaag de dag zeer weinig fouten toelaat, omdat het is opgebouwd uit een dubbele streng. Vóór DNA was er echter zeer waarschijnlijk RNA, dat juist omdat het geen dubbele streng bezit, maar slechts een enkele, het ook geen controlemechanisme heeft dat in staat is fouten te detecteren en te herstellen zoals DNA dat wel kan. RNA maakt daarom veel meer fouten. De eerste genen, die nog niet gegroepeerd werden in een RNA-streng, moeten dus nog meer fouten gemaakt hebben, dan RNA, maar als dit het geval was, heeft het informatiesysteem zichzelf reeds in de kiem gesmoord voor het kon ontwikkelen.

Aangezien wij leven, is dat blijkbaar toch niet gebeurd. De enige mogelijke manier om aan de foutencatastrofe te ontsnappen is, een sterk selectieproces vooronderstellen, wat Eigen doet. Maar zelfs dan moet het voorkomen van fouten, zoals we later zullen zien, zeer laag gehouden worden. Eigens theorie stelt dus zeer zware eisen aan het eerste leven. De vroege genen moeten niet alleen zeer simpel geweest zijn, dit wil zeggen weinig informatie gedragen hebben, wat de kans op blunders sowieso vermindert, maar ook tijdens het kopiëren zelf, van dat beetje informatie, moeten er weinig fouten hebben plaatsgevonden.

Dit is voor Dyson de aanleiding om te veronderstellen, dat er in het begin misschien een grotere foutentolerantie was, die met de tijd, meer bepaald tijdens de overgang van RNA naar DNA, verminderd is. Zo ontsnapt hij aan Eigens foutencatastrofe en vindt hij het plausibel om als eerste oorsprong metabolisme te zien. Metabolisme vereist geen exact repliceren, het laat fouten toe, tot zolang het zichzelf in stand kan houden.

Reproductie vereist geen exact repliceren. Het eerste leven, Oparins cellen, kon veel fouten tolereren juist omdat het geen replicerend apparaat bezat. De eerste moleculen hebben een losse structuur en hun overleving is enkel afhankelijk van de katalytische activiteit van de meerderheid van de moleculen, waardoor fouten kunnen ontstaan die het metabolisme niet in gevaar brengen. Zolang de fouten in de minderheid zijn, kan het zijn metabolische functie behouden.

“There is no requirement for unanimity. Since the statistical fluctuations in the molecular populations will be large, there is a maximum opportunity for genetic drift to act as driving force of evolution.” (Ibid.: 83)

Genetic drift is een neutrale theorie van evolutie, ontwikkeld door Motoo Kimura (1976), als tegenhanger van natuurlijke selectie die de nadruk legt op adaptatie ('verbetering', minder foutentolerante nucleïnezuren zouden bij Eigen meer geselecteerd worden door de omgeving dan nadelige, omdat de minder foutentolerante voordeliger zijn voor leven). Willekeurige statistische fluctuaties zouden volgens Kimura, vanaf het begin tot nu, belangrijker zijn geweest, dan de darwinistische selectieprocessen. Er is geen selectie en daarom ook geen evolutie onder de vorm van natuurlijke selectie, wat niet betekent dat organismen niet in staat zijn onderling te variëren of te evolueren. Er zijn echter enkel willekeurige schommelingen. Voordelige, nadelige of neutrale genen komen evenveel voor en daarbij is er geen selectie van de meer voordelige nucleïnezuren of organismen die deze dragen door de omgeving. De neutrale genen zullen volgens deze theorie het meest verspreid worden.

Dyson staat niet volledig achter deze theorie, maar hij gebruikt wel de mathematische modellen van Kimura. Volgens Dyson zijn zowel natuurlijke selectie als genetische drift belangrijk en naargelang de situatie zal de één een grotere rol spelen dan de andere. Zo neemt hij aan dat in het begin, genetische drift belangrijker moet geweest zijn dan natuurlijke selectie, (vóór de erfelijke informatie ervoor zorgde dat er weinig fouten werden toegelaten), simpelweg omdat er die grotere foutentolerantie was van het eerste metabolische leven, wat niet mogelijk is bij het tweede replicatieve leven.

Dyson heeft op basis van bovenstaande, Oparins theorie uitgewerkt tot een theoretisch model in verband met de oorsprong van leven. Daarbij gebruikt hij elementen uit de populatiegenetica, thermodynamica (die de verschillende mogelijkheden van chemische reacties voor zich neemt) en statistische gegevens over de overgang van chemische wanorde naar orde (gelijkend op fysische overgang van wanorde naar orde).

De premissen zijn de volgende: 'levend' is wanneer een populatie van moleculen zich in een geordende staat bevindt, dan werken de meeste moleculen samen om de katalytische cycli, aan de basis van hun interacties, te behouden: de metabolische functie. 'Dood' is wanneer de populatie van moleculen niet samenwerkt, als de moleculen niet samen actief zijn. Zowel dood als leven is een stabiele toestand. Willekeurige fluctuaties zorgen ervoor dat de hele populatie ineens, de grote sprong kan maken naar leven of dood.

Een *eerste* bevinding van Dyson is dat het model werkt, juist omdat het metabolisch leven veel fouten toelaat, het kent geen exacte replicatie: het heeft geen exacte controle over de moleculaire structuren die gevormd worden en het heeft het ook niet nodig. Zo ontsnapt het model aan de foutencatastrofe en kan het zeer grote populaties (veel groter dan in een replicatief model) onmiddellijk van een ongeordende naar een levende toestand brengen. De geordende staat laat bij een moleculaire populatie bestaande uit 10 000 bouwstenen tot 25% fouten toe, wat onmogelijk zou zijn voor een replicerend systeem. Dit houdt in dat drie van de vier bouwstenen zich in alle moleculen van de populatie op de correcte plaats bevinden. Een katalysator opgebouwd uit vijf bouwstenen heeft daarom 1 kans op 4 om volledig functioneel te zijn (Ibid.: 85).

Een *tweede* bevinding is dat dood en leven symmetrisch zijn. Met andere woorden dood en verrijzenis komen evenveel voor. Het is even waarschijnlijk dat een populatie de sprong maakt van dood naar leven, als van leven terug naar dood en diezelfde populatie kan terug de sprong maken naar leven. Vandaag is dit niet meer het geval en de reden dat wij zo'n saaie organismen zijn is volgens Dyson te wijten aan de toename van intolerantie van fouten, juist omdat de replicerende en katalytische processen van de cel, meer en meer verfijnd werden.

“Death is easy and resurrection is difficult, because the lethal error rate has moved so close to the ordered state and so far from the disordered state. *For life to originate spontaneously it was essential to have an ordered state with a high error rate, but when life was once established the whole course of evolution was toward more specialized structures with lower tolerance of errors.*” (Ibid.: 85-6, m.c.)

2.2.4. Tussen de regels

Tussen Dysons regels lezen we daarom dat niet met het *ontstaan* van leven, maar pas met het zich definitief *vestigen* van leven, *evolutie* kon ontstaan. In het begin was metabolisme voldoende, fouten werden toegelaten omdat die fouten geen grote bedreiging waren voor het bestaande leven. Een van die toegelaten fouten was RNA, of iets dat er voor kon doorgaan. RNA drong zich op als een parasiet, eens het er was wou het er blijven, het drong zich op aan het bestaande metabolisme: het verplichtte het metabolisme steeds minder fouten toe te laten, omdat RNA niet kan functioneren wanneer veel fouten toegelaten worden. Het bestaande leven werd er definitief door veranderd, DNA checkt alles al dubbel, het laat steeds minder fouten toe. *Hieruit kunnen we concluderen dat de oorsprong van leven verschilt van de oorsprong van evolutie onder de vorm van natuurlijke selectie.* Pas als leven gevestigd is, kan evolutie ontstaan. De oorsprong van leven heeft betrekking op een fasetransitie, waarbij er een overgang is naar een ordelijke staat, die een hoge foutentolerantie heeft. Met de overgang van het eerste op proteïnen gebaseerde leven naar het tweede, op RNA gebaseerde leven, werd het eerste leven meer *conservatief*. Het werd meer aan banden gelegd, vanaf dan bepaalt RNA welke proteïnen gecodeerd kunnen worden en welke niet. Met de overgang van RNA naar DNA werd er weer een beperking opgelegd: DNA bevat een dubbele helix, RNA bevat slechts een enkele streng. DNA tolereert daarom nog minder fouten, omdat er een dubbel controle mechanisme is. Op deze conclusies komen we later terug.

2.2.5. Homeostase

Voorlopig keren we nog even terug naar Dyson. Het dogma van de moleculaire biologie stelt dat genetische informatie enkel door nucleïnezuuren worden doorgegeven. Dysons model stelt dat dit in het begin niet zo was. De eerste cellen zouden via proteïnen hun erfelijk materiaal doorgegeven hebben. Er is, zo merkt Dyson (net als Fox en Dose, zie boven) op, niets dat hem logisch dwingt dit als onmogelijk te zien. Hoeveel informatie via proteïnen kan doorgegeven worden, zonder exacte replicatie, hangt vast aan het begrip *homeostase*.

“The essential characteristic of living cells is homeostasis, the ability to maintain a steady and more or less constant chemical balance in a changing environment. Homeostasis is the machinery of chemical controls and feedback cycles which make sure that each molecular species in a cell is produced in the right proportion, not too much and not too little. Without homeostasis there can be no ordered metabolism and no quasi-stationary equilibrium deserving the name of life.” (Ibid.: 86)

Homeostase is het behouden van de chemische structuur van een populatie van moleculen, ondanks fouten en afwijkingen die inherent zijn aan dit systeem. Homeostase stemt derhalve overeen met de mogelijkheid van een cel tot zelfbehoud. De fouten waar het systeem moet tegen opboksen zijn de dingen die rond deze chemische structuur zorgen voor activiteit. De chemische structuur zelf, kent een quasi-equilibrium, een relatief constant evenwicht.

Hoeveel informatie via proteïnen kan doorgegeven worden, is onduidelijk, omdat de manier waarop men homeostase bereikt onduidelijk is. Daar zou volgens Dyson onderzoek naar gevoerd moeten worden.

Een van de eigenschappen van homeostase blijkt te zijn, dat het beter functioneert, als het complexer werkt: het werkt beter als er verschillende cycli samenwerken, gerelateerd worden aan elkaar, dan wanneer de cycli onafhankelijk van elkaar werken. Waarom dit zo is, is tot nu toe onbekend, maar dat zeer complexe systemen zich in een toestand van homeostase bevinden is een feit.

2.3. Proteïnen-eerst

“For such metabolic potential to exist, precursor cells were not needed. However, for fullest expression of this potential in specialization, localization in the cell, and development of very high levels of activity, the evolutionary process has required that the metabolic activities be incorporated into proliferating systems subject to Darwinian selection.”

(Fox en Dose, 1972: 250)

In dit deel bespreken we onze derde vraag gesteld in de inleiding: kunnen proteïnen op zich bestaan, los van genen en los van een cel?

We hebben Dyson ondergebracht bij de cellen-eerst stroming, maar we konden hem evengoed hebben geklasseerd onder de proteïnen-eerst stroming omdat hij stelt dat het eerste leven een proteïneleven is. Deze bevinden zich in cellen en hoewel ze een grote foutentolerantie bezitten, is het proteïneleven in staat te reproduceren door celdeling, los van een genetisch apparaat. Proteïnen zouden volgens deze theorie, net zoals bij Fox en Dose het geval is, fungeren als de eerste informatiedragers.

Daarbij benadrukt Dyson het belang van de eerste cel voorzover het membraan toelaat dat de metabolische functie van leven kan ontstaan: het opnemen, verwerken en afscheiden van energie en materie uit en naar de omgeving. De door de heterotrofe cellen toevallig

geabsorbeerde nucleotiden kunnen niet meer uit de cel ontsnappen. Binnen een cel genieten de vrije nucleotiden bescherming tegen de externe omgeving en de vrije nucleotiden bevinden zich hier ook voldoende dicht bij elkaar zodat ze, mits de aanwezige hulp van proteïnekatalysatoren, RNA kunnen maken.

Hoewel een celwand een belangrijke vereiste is opdat een metabolische functie kan ontstaan, is het ook mogelijk dat men van een metabolische functie spreekt, zonder dat dit zich afspeelt in een cel.

Aangenomen dat de soep een rijke soep was, waarin aminozuren welig tierden, is het mogelijk dat deze zich voldoende dicht bij elkaar bevonden, waardoor deze autokatalytische netwerken vormden. Miller verkreeg zowel rechts-als linkshandige aminozuren. Experimenten tonen aan dat diverse aminozuren aan elkaar kunnen binden en daarbij zwakke enzymatische activiteiten vertonen (Fox en Dose, 1972: 250). Aminozuren kunnen dus clusters vormen. Vanaf wanneer men in dit geval spreekt van de eerste proteïne is tot nog toe eigenlijk slechts een kwestie van persoonlijke smaak. Elke wetenschapper is ervan overtuigd dat wat vandaag gecodeerd wordt door genen in een cel, aminozuren zijn die proteïnen vormen. Maar wanneer men prebiotische experimenten uitvoert, waarbij aminozuren zich willekeurig aan elkaar koppelen en er zich derhalve macromoleculaire clusters vormen, ontstaat ook hier een vage grens waarbij sommige wetenschappers zullen zeggen dat de agglomeratie van aminozuren alle kenmerken heeft van een proteïne en anderen zullen zeggen dat het nog steeds om een macromolecule gaat die misschien lijkt op, maar verschilt van een proteïne.

Deze clusters kunnen, zoals we zo meteen zullen zien bij Kauffman, autokatalytische netwerken vormen (gesloten systemen van dergelijke macromoleculen die in staat zijn zichzelf te behouden).

Deze clusters liggen eveneens aan de basis van de formatie van proteïneachtige microsferen die kunnen doorgaan voor de protocel, het onderzoek van Fox en Dose. De enige vereiste is dat de protoproteïnen (zoals deze theoretici de clusters van aminozuren noemen) zich in water bevinden, opdat de microsfeer kan ontstaan.

“The proteins-first concept is thus almost equivalent to a proteins-cells-first concept. If we assume amino acids were present, the steps of polymerization and spherulization [...] would have been inexorable in many locales of the primitive terrestrial crust.” (Fox en Dose, 1972: 258)

2.3.1. Stuart Kauffmans autokatalytische moleculaire netwerken

We klasseren Kauffman dus bij de proteïnen-eerst stroming, omdat hij zijn onderzoek vooral toespitst op de katalytische netwerken dat de macromoleculen aanwezig op de primitieve aarde konden vormen. Maar ook hem konden we evengoed onderbrengen bij de cellen-eerst stroming, omdat ook zijn theorie vereist dat dergelijke systemen uiteindelijk omringd worden door een membraan.

Stuart Kauffman (1996: 47-71) ontwikkelde eveneens een theorie voor het ontstaan van het eerste metabolische leven. Met Miller weten we dat aminozuren zich makkelijk kunnen vormen. Is het aantal moleculen in die oersoep voldoende groot en bevinden ze zich voldoende dicht bij elkaar zodat ze elkaars gedrag gaan beïnvloeden (ze katalyseren elkaar), dan wordt het zeer waarschijnlijk dat (maar niet exact te voorspellen wanneer) een kritische drempel overschreden wordt, waarna men spontaan een autokatalytisch netwerk krijgt: een zelfbehoudend en zelfproducerend gesloten netwerk van reacties.

Als dit zelfbehoudend systeem zich bevindt in een protocol zoals bijvoorbeeld een coacervaat van Oparin, of een proteïnoïde microsfeer van Fox en Dose, dan kan het evolueren door zich te reproduceren: als de moleculaire deeltjes verdubbelen (de oppervlakte neemt toe met het kwadraat), vergroot het volume (met de derde macht), een onevenwicht in de verhouding oppervlakte-volume ontstaat en de cel deelt zich spontaan in twee ongeveer gelijke delen.

Dit moleculaire systeem is in staat te evolueren (door reproductie), zonder genen, waardoor we terug tot Dysons eerste metabolische leven komen. Kauffman:

“In this view of the origin of life, a critical diversity of molecules must be reached for the system to catch fire, for catalytic closure to be attained. [...] Increase the diversity and atomic complexity of the molecules, and more and more reactions among them become catalysed by members of the system itself. As a threshold diversity is crossed, a giant web of catalysed reactions crystallizes in a phase transition. The catalysed reaction subgraph goes from having many disconnected tiny components to having a giant component and some smaller, isolated components. [...] [T]he giant component will contain a collectively autocatalytic subset able to form itself by catalysed reactions from a supply of food molecules. [...] Life crystallizes at a critical molecular diversity because catalytic closure itself crystallizes.” (1996: 64)

De individuele bestanddelen van deze autokatalytische netwerken zijn niet belangrijk, hun aantal moet enkel voldoende groot zijn, waardoor de waarschijnlijkheid van interacties tussen hen groter wordt. Verschillend van neodarwinistische theorieën kent niet elke component een cruciale functie, wat - met een korrel zout genomen - wel het geval is bij genen, als genen te veel fouten toelaten wordt het genoom vernietigd. Dit moleculair leven heeft, net zoals bij Dyson, een hoge foutentolerantie. Het systeem kan sterk fluctueren, ze kunnen zowel geordend als chaotisch gedrag vertonen en dood en leven zijn symmetrisch: de processen zijn makkelijk omkeerbaar.

Een levende cel dan, is volgens Kauffman, een open thermodynamisch systeem, wat wil zeggen dat ze inhoudelijk katalytisch gesloten zijn (een netwerk vormen) en tegelijkertijd energie en materie opnemen en afvoeren, wat hen niet alleen in staat stelt tot zelfbehoud, maar ook groei, wat spontane reproductie (door deling) mogelijk maakt.

Leven is daarom volgens deze theorie het natuurlijk gevolg van het ontstaan van collectieve autokatalyse in voldoende complexe chemische systemen ver uit evenwicht. Net zoals bij Dyson zijn deze processen van katalyse en formatie van moleculen omkeerbaar: er is nood aan toevoeging van energie van buiten uit, Dysons ATP, waardoor RNA per ongeluk gevormd werd om de gevolgen van de tweede wet van de thermodynamica tegen te gaan.

En eveneens zoals bij Dyson is er nood aan homeostase, de organisatie moet stabiel zijn en toch de mogelijkheid hebben te evolueren. Interne homeostase zorgt ervoor dat kleine fluctuaties worden toegelaten, zonder dat het systeem ineenstort (Ibid.: 80-4).

“Living systems, from the collectively autocatalytic protocells [...] to cells in your body to whole organisms, surely must have networks that behave stable, that exhibit homeostasis and graceful minor modifications when mutated. But cells and organisms must not be too rigid in their behaviour if they are to cope with a complex environment. The protocell had best be able to respond to novel molecules floating its way. [...] How do cell networks achieve both stability and complexity ? The new and very interesting hypothesis is that networks may accomplish this by achieving a kind of poised state balanced on the edge of chaos.” (Ibid.: 86)

Bij Dyson, herinneren we ons, kan je als metabolisch leven een tijdje levend zijn, een tijdje dood, tot je er weer zin in hebt en een verrijzenis meemaakt.

Als vandaag levend organisme is dit ietsjes te gewaagd. Deze organismen bevinden zich volgens Kauffman vlak vóór de rand naar wanorde:

“What we have found for the modestly complex behaviours we are requisiting is that the networks do adapt and improve and that *they evolve, not to the very edge of chaos, but to the ordered regime, not too far from the edge of chaos*. It is as though a position in the ordered regime near the transition to chaos affords the best mixture of stability and flexibility.” (Ibid.: 91, m.c.)

Hoe die organismen daar geraken, is dan volgens Kauffman het gevolg van natuurlijke selectie en dat ze daar geraken toont dat ze adaptief zijn. Beide termen (natuurlijke selectie en adaptatie) krijgen daarbij een nieuwe invulling.

Net zoals bij Dyson het eerste leven meer overeenstemt met de neutrale theorie van genetic drift van Kimura en het leven een grote foutentolerantie kent, dat daarna, meer en meer beperkt wordt door genen die geen fouten toelaten en er meer sprake is van natuurlijke selectie, spreekt Kauffman van de overgang van suprakritisch gedrag van deze netwerken naar subkritisch gedrag, door middel van natuurlijke selectie. Zodra natuurlijke selectie een rol

begint te spelen, wordt leven minder foutentolerant. Adaptatie zelf kan haast begrepen worden als het overgaan van een neutraal systeem naar een systeem onderhevig aan natuurlijke selectie.

In het begin is er een grote tolerantie en flexibiliteit - de componenten van het systeem en de energiebron is niet zo belangrijk, wat dan plaats maakt voor een toename in efficiëntie en specificiteit (Dover, 1993: 705). Herhalen we even het citaat van Dyson (1990:85-6, m.c.):

“Death is easy and resurrection is difficult, because the lethal error rate has moved so close to the ordered state and so far from the disordered state. For life to originate spontaneously it was essential to have an ordered state with a high error rate, but when life was once established the whole course of evolution was toward more specialized structures with lower tolerance of errors.”

Met andere woorden het systeem roest, niet langer is alles mogelijk, het systeem kalmeert, wordt conservatief, leven en dood zijn niet langer symmetrisch, natuurlijke selectie brengt de systemen, volgens Kauffman, naar de rand van chaos, maar iets meer in de geordende toestand. In de woorden van Dover (1993: 704):

“... the “edge of chaos” where adaptive complex systems are poised between “frozen” order and “unfrozen” chaos - the supposed global kissing-gate between natural selection and the emergent order of cybernetic systems.”

Kauffman definieert daarbij adaptatie als de mogelijkheid van een systeem om naar de rand van chaos te evolueren.

2.4. Het evolutieconcept gehanteerd door spontane generationisten

“It may of course be argued whether the term ‘life’ can be accurately enough defined so as to be able to determine at what point ‘life’ began, in the chain of events leading from preformed macromolecular components to a complete cell.”

(Lehninger in Fox en Dose, 1972: 241)

“The line between living and non-living at the beginning of evolution is arbitrary [...]. [W]e are free to draw the line according to our taste. [...] [T]he task of science is not to define the exact position of the line but to understand how it came to be crossed.”

(Dyson, 1990: 54)

Verdedigers van de stelling dat leven spontaan geëvolueerd is uit cellen en/of proteïnen gebruiken een ander evolutieconcept dan datgene gehanteerd door theoretici die stellen dat leven ontstond met de ontwikkeling van genetisch materiaal.

Deze opvattingen verschillen ook van het neodarwinistische paradigma. In de tekst die volgt worden vijf afwijkende thesen weergegeven die hoewel markant verschillend, niet altijd expliciet worden gemaakt door bovengenoemde auteurs. Daar de thesen haast niet van elkaar te scheiden zijn, moet men de opsomming begrijpen als een poging van uw auteur tot structurering, wat nu eenmaal een vereiste is van een boek, eerder dan rigide scheidingen.

2.4.1. Eerste these

Naast een gencentrisch reductionistisch perspectief is er nood aan een holistisch perspectief

Het neodarwinistische paradigma reduceert de oorsprong van leven tot de oorsprong van replicatie. Genen vandaag coderen voor de aanmaak van proteïnen en daarom kan de vraag naar de oorsprong beantwoord worden zodra men weet hoe de replicatieve functie van leven ontstond. Aangenomen wordt dat de metabolische functie zich hieruit ontwikkelde. Door de nadruk te leggen op de genen, wordt het metabolisme daarom aan de kant geschoven.

Het is waarschijnlijk een kwestie van smaak, maar dit reductionistische perspectief stelt dat er in het begin simpliciteit was. Het enige wat vereist wordt is dat genen optimaal functioneren en dus weinig fouten toelaten, waardoor de ontwikkeling van leven van in het begin volgens vaste, rigide patronen kan verlopen. Na de ontwikkeling van genen en de incorporatie van deze genen in een RNA-streng, ontstaat de codering voor proteïnen en uiteindelijk wordt het geheel omringd door een membraan.

De ontwikkeling zelf, van zo'n genetisch informatiesysteem, is zoals we zagen bij de bespreking van de RNA-wereld, niet evident. Toch was één van de belangrijkste redenen die genoemd werden om de theorie te aanvaarden, dat proteïnen met hun driedimensionele vouwstructuur te complex zijn om los van genen die coderen voor de specifieke sequentie van aminozuren te kunnen ontstaan. Ook metabolisme is een zeer complexe celfunctie, dus als we deze weglaten uit de beginfase van leven, wordt het probleem minder complex.

Dat proteïnen, de elementen die vandaag zorgen voor de metabolische functie van een cel, complex zijn, daar zijn de genen-eerst en cellen- en proteïnen-eerst theoretici het over eens.

Ook de foutenintolerantie van een genetisch informatiesysteem duidt de simpliciteit. Zoals we gezien hebben laat een genetisch systeem weinig fouten toe bij het kopiëren. Doet het dit wel, dan heeft dit tot gevolg dat het systeem zichzelf vernietigt, vooraleer het zich kon ontwikkelen. Weer moeten we ook hier benadrukken dat het ontstaan van zo'n intolerant informatiesysteem niet evident is, maar eens het zou ontwikkelen, is zo'n systeem zeer stabiel en moeilijk stuk te krijgen, waardoor alle verdere evolutie afhankelijk wordt van dit systeem.

Fox en Dose echter, benadrukken, zoals we zagen, dat er geen enkele goede reden is om aan te nemen dat leven zich zomaar van simpel naar complex ontwikkelt, met eerst genen, gevolgd door proteïnen en dan een cel. Het Miller experiment toont aan dat aminozuren zeer waarschijnlijk de primitieve aarde bewoonden. Deze konden mogelijk autokatalytische netwerken vormen, die we beschreven bij Stuart Kauffman en ze konden mogelijk ook

celachtige structuren vormen zoals de proteïnoïde microsferen. Geciteerd werd dat gegeven de huidige celcyclus, die voornamelijk bestaat uit processen die worden teweeggebracht door proteïnen, het mogelijk is dat er een periode was, waarbij de eerste cel kon functioneren met proteïnen alleen. Volgens Fox en Dose, is het onmogelijk dat een oercel zou functioneren als ze uitsluitend bestaat uit genen.

Dit punt kwam ook ter sprake bij Dyson. Cellen die vandaag bijna uitsluitend bestaan uit genetisch materiaal, zoals het geval bij bacteriofagen en virussen, kunnen niet functioneren zolang ze niet in een cel penetreren die wel over een metabolische functie beschikt.

De willekeurige assimilatie van aminozuren tot proteïnen wordt binnen de genen-eerst stroming voor onmogelijk gehouden. Toch toonden Fox en Dose aan dat de eerste oerproteïnen, of proteïneachtigen, zoals zij het noemen, tot stand konden worden gebracht door onderlinge reacties van willekeurige aminozuren die zwakke enzymatische activiteiten vertonen. Bij Kauffman zagen we hoe deze kunnen leiden tot autokatalytische netwerken.

Waar men de grens trekt tussen agglomeraties van aminozuren en proteïneachtigen is tot op vandaag een kwestie van smaak. Er is geen enkele wet die stelt hoe een proteïne eruit moet zien.

De zaak werd bemoeilijkt door het volgende:

“Experiments have demonstrated a high degree of internal ordering of reactant amino acid molecules. This result has experimentally obviated the need for a mechanism depending upon an initial outside ordering agent, such as nucleic acids. [...] Although contemporary biological information is known to flow from nucleic acid to protein, and although the model suggests that proteins were the first informational macromolecules, a transitional period in which the flow could have been in either direction can be seen as feasible, on the basis of the experiments.” (Fox en Dose, 1972: 240)

Niet alleen is het mogelijk dat er een periode aan hedendaags leven voorafging waar proteïnen met cellen bestonden los van genen, het is ook mogelijk aan te nemen dat proteïnen de oorspronkelijke informatiesystemen waren (omwille van hun zelfordening en zelforganisatie, hoewel het heterotrofe organismen zijn, vertonen ze selectiviteit) en het is eveneens mogelijk dat er in het begin tweerichtingsverkeer was, waarbij informatie zowel van proteïnen naar genen vloeit als omgekeerd, in tegenstelling tot de lineaire keten van vandaag waar informatie enkel vloeit van genen naar proteïnen.

Dyson ging zelfs nog een stapje verder. Leven begon ofwel één keer, met beide elementen (genen en proteïnen) aanwezig in de cel, of leven begon twee keer. Is dit laatste het geval, dan is het *logisch noodzakelijk* dat proteïneleven voorafging aan een nucleïnezuurleven. De metabolische functie *moet* dan eerst ontwikkelen, alvorens er genen ontwikkelen.

Dit metabolisch leven, bestaande uit cellen met proteïnen, is in staat te functioneren zonder genen en met een hogere foutentolerantie dan toegelaten bij een genetisch informatiesysteem.

Interne processen van homeostase leiden tot de mogelijkheid van zelfbehoud. Homeostase is een zeer complex proces en de hogere foutentolerantie kan daarom niet als meer ‘simpel’ begrepen worden dan de foutenintolerantie van een genetisch systeem.

Deze hogere foutentolerantie zorgt er integendeel voor dat het eerste leven zeer complex gedrag vertoonde, complex omdat het juist meer verschillende processen toelaat omwille van zijn grotere flexibiliteit.

De ontwikkeling van genen is bij al de theoretici die spontane generatie verdedigen een neveneffect van de metabolische functie van de cel. Dyson gaat zelfs zover om te zeggen dat dit neveneffect de eerste parasiet was waarmee leven ooit te kampen kreeg.

Spontane generationisten stellen daarom dat leven niet evolueert van simpel naar complex, leven is niet te reduceren tot de evolutie van genetisch materiaal. In het begin was er complexiteit, leven vanaf het begin bestaat uit het bereiken van homeostase, op zijn beurt behaald door een gecompliceerd web van moleculaire structuren.

Dyson bijvoorbeeld verzet zich daarbij sterk tegen Richard Dawkins, die stelt dat genen van in het begin, als ‘kleine zelfzuchtige ettertjes’, de cel dirigeren en alles volgens vaste patronen laten verlopen omdat enkel zij ‘beslissen’ welke processen worden toegelaten. Dyson:

“Life from its very beginning is resistant to simplification, whether on the level of single cells or ecological systems or human societies. Life could tolerate a precisely replicating molecular apparatus only by incorporating it into a translation system which allowed the complexity of the molecular web to be expressed in the form of software. After the transfer of complication from hardware to software, life continued to be a complicated interlocking web in which the replicators were only one component. The replicators were never as firmly in control as Dawkins imagined. In my version the history of life is a counterpoint music, a two-part invention with two voices, the voice of the replicators attempting to impose their selfish purposes upon the whole network, and the voice of homeostasis tending to maximize diversity of structure and flexibility of function. The tyranny of the replicators was always mitigated by the more ancient cooperative structure of homeostasis inherent in every organism.” (1990: 95, m.c.)

Dito Kauffman (1996: 69, m.c.):

“This theory of life’s origin is rooted in an unrepentant holism, born not out of mysticism, but of mathematical necessity. A critical diversity of molecular species is necessary for life to crystallize. Simpler systems simply do not achieve catalytic closure. Life emerged whole, not piecemeal, and has remained so. Thus unlike the

dominant nude RNA view of the origin of life, with its evolutionary just-so stories, we have a hope of explaining why living creatures seem to have a *minimal complexity*, why nothing simpler than the pleuromona can be alive.”

En ook Fox en Dose (1972: 259, m.c.):

“One central problem, then, has been that of discovering the mechanism of emergence of informational thermodynamically open Microsystems when no parental Microsystems existed to produce them. The proteinoid microspheres illustrate how *easily* primordial, but *complex*, open Microsystems would have arisen in the (open) geochemical realm.”

Naast het reductionistische neodarwinistisch perspectief, is er daarom nood aan een holistisch perspectief, waarbij niet alleen de nadruk wordt gelegd op het replicatieve aspect van leven, maar waar ook rekening wordt gehouden met de metabolische functie eigen aan een cel. Men kan geen van beide processen negeren, we hebben twee perspectieven van waaruit we de oorsprong en evolutie van leven moeten proberen te vatten.

Enerzijds hebben we het gencentrisch perspectief, naar voren geschoven door de Moderne Synthese (een combinatie van neodarwinisme en mendeliaanse erfelijkheidsleer), die de nadruk eentonig legt op de genen en waarbij evolutie wordt begrepen als adaptatie aan de omgeving, met aan de basis hiervan genetische mutaties. Een ander perspectief, het metabolisch perspectief, benadrukt dat leven reeds kon bestaan, los van genetisch materiaal. Meer zelfs, dit leven kon zeer goed functioneren zonder.

In tegenstelling tot het neodarwinistische paradigma dat benadrukt dat evolutie het gevolg is van de werking van genen (het voorkomen van mutaties), benadrukken spontane generationisten dat ook het metabolische leven in staat was tot evolutie, meer zelfs, het ontstaan van het genetisch apparaat is een product van dat metabolische leven, het is *in* dit eerste leven geëvolueerd, in plaats van dat het een naakte evolutie kende.

Dyson (1990: 96) stelt het op de volgende manier:

“I have been trying to imagine a framework for the origin of life, guided by a personal philosophy which considers the primal characteristics of life to be homeostasis rather than replication, diversity rather than uniformity, the flexibility of the cell rather than the tyranny of the gene, the error tolerance of the whole rather than the precision of its parts. The framework which I have found is an abstract mathematical model, far too simple to be true. But the model incorporates in a crude fashion the qualitative features of life which I consider essential: looseness of structure and tolerance of errors. The model fits into an overall view of life and evolution more relaxed than the traditional view.”

We hebben dus twee perspectieven waar we mee moeten werken in plaats van alleen maar een gencentrisme: homeostase én replicatie, diversiteit én uniformiteit, flexibiliteit van de cel én de tirannie van het gen, de fouten toegelaten door het geheel én de precisie van de delen.

2.4.2. Tweede these

De oorsprong van leven verschilt van de verdere evolutie van leven

De oorsprong van leven wordt door de spontane generationisten gekarakteriseerd als een fasetransitie van wanorde naar orde: willekeurige moleculen worden spontaan samengebracht tot netwerken. Ze gebruiken daarbij de term ‘spontaan’, om aan te tonen dat de formatie van deze agglomeraties van moleculen niets van doen heeft met natuurlijke selectie. Het mechanisme dat aan de basis ligt van deze spontane generatie is zelforganisatie (bij Kauffman en Fox en Dose) of neutrale evolutie (bij Dyson). Beide termen staan lijnrecht tegenover natuurlijke selectie.

Natuurlijke selectie is volgens deze theoretici iets dat zich voordoet op het niveau van de functies (Fox en Dose, 1972: 239). Dit wil zeggen dat de functies in eerste instantie aanwezig moeten zijn wil natuurlijke selectie kunnen inwerken op die functies. Daarom wordt aangenomen dat de oorsprong van leven door andere mechanismen gekarakteriseerd wordt dan natuurlijke selectie en dat derhalve de oorsprong van leven verschilt van de evolutie van leven op basis van natuurlijke selectie.

Hoe die functies dan ontstaan is het gevolg van moleculaire evolutie. In tegenstelling tot de naakte RNA hypothese, die, zoals we later zullen zien, natuurlijke selectie doortrekt tot op moleculair niveau, stellen spontane generationisten dat natuurlijke selectie iets is wat niet aanwezig is bij de oorsprong van leven, maar zich pas voordoet eens leven geëvolueerd was.

“The new specific understanding includes the identification of crucially significant *internal forces*, as shown by experiment.” (Fox en Dose, 1972: 241, m.c.)

Met ‘interne krachten’ (en liever: processen) worden de processen van zelforganisatie bedoeld. Aan de oorsprong van leven gaat een fase vooraf waarbij sommige chemische moleculen, met een grotere waarschijnlijkheid dan andere, onderling interacties aangingen. We spraken boven reeds over de selectiviteit van de grens: eens een membraan gevormd wordt, zullen bepaalde stoffen meer behouden blijven dan andere. De proteïnoïde microsfeer is gelimiteerd in zijn heterogeniteit, en dus deels zelfgeordend.

“The first indication of selection at the molecular level (*not Darwinian*) is in the formation of amino acids from even simpler molecules in laboratory experiments. [...] The most lucid expression of molecular evolution is the preferences in reactions of diverse amino acids. [...] The initial prebiotic proteins (proteinoids) resulting from the heating of amino acids were thus partially self-ordered.” (Fox en Dose, 1972: 242, m.c.)

De reden waarom gesteld wordt dat selectiviteit eigen aan moleculaire zelforganisatie verschilt van natuurlijke selectie, is dat natuurlijke selectie volgens deze theoretici zich voordoet op het niveau van het geëvolueerd organisme.

“Darwinian selection, [...] begins at the level of the evolved system.” (Fox en Dose, 1972: 239) “The Darwinian explanation clarified the specific role of the environment in selecting mutant organisms. The now enlarged picture indicates that before the appearance of organisms the evolving processes of selection took place in the ‘microenvironment’ of reacting molecules.” (Ibid.: 242)

De heterotroof ontstane proteïnoïde microsferen zijn dus niet volledig heterotroof, ze beschikken namelijk over metabolische functies die tot stand komen door interne processen van zelforganisatie. Pas later, eens oercellen in staat waren genetisch materiaal te incorporeren (en genetisch materiaal dus ontstond in dit eerste leven) ontstond natuurlijke selectie van dit genetisch materiaal door de omgeving (Fox en Dose, 1972: 246).

Dezelfde idee vinden we terug bij Dyson: niet met het ontstaan van leven (een proces gekenmerkt door neutrale evolutie en een grote fouttolerantie), maar pas met het zich definitief vestigen van leven (de incorporatie van de replicatieve genen in dat reeds bestaande leven als eerste parasiet) kon natuurlijke selectie ontstaan.

Weer vinden we dezelfde opvatting bij Kauffman: de oorsprong van leven en de evolutie van dat leven op basis van natuurlijke selectie zijn twee totaal verschillende processen.

“With a sudden visual shift, the background can become the foreground, and the former foreground, selection, can become the background. Neither alone suffices. *Life and its evolution* have always depended on the mutual embrace of spontaneous order and selection’s crafting of that order. We need to paint a new picture.” (Kauffman, 1996: 9, m.c.)

Dit denken is darwinistisch, maar niet neodarwinistisch.

“[...] [T]he concept that nucleic acids as a superadministrative macromolecule [...] came after protein and cell. This kind of thinking is *Darwinian* in the premise that *what survives is selected after it is manifested*, rather than that it is directed before it is expressed.” (Fox en Dose, 1972: 253, m.c.)

Darwin zelf, zag zijn theorie van natuurlijke selectie enkel toegepast op het fenotype, het zichtbare individu. Daarbij slaat natuurlijke selectie op de interactie die ontstaat tussen dit individu en zijn omgeving. Die organismen die in staat zijn te overleven in een bepaalde omgeving zijn aan deze laatste geadapteerd: adaptatie slaat namelijk op het lang genoeg in staat zijn te overleven waardoor het organisme zich kan voortplanten. Daarom zullen deze organismen meer nakomelingen produceren dan organismen die niet in staat zijn te overleven in de omgeving tot op de leeftijd dat ze kunnen voortplanten. Op deze manier gebeurt er een

natuurlijke selectie van de omgeving op het organisme: indirect bepaalt de omgeving namelijk welke organismen zullen blijven voorkomen.

Het organisme wordt daarbij als passief begrepen en de omgeving als actief. Het organisme kan op geen enkele manier zijn fenotype beïnvloeden en zich dus ook niet adaptief maken aan die omgeving. Het is de omgeving en de omgeving alleen die ‘beslist’ wat natuurlijk geselecteerd wordt. Interne processen van zelforganisatie worden daarbij volledig genegeerd.

Hier komen de spontane generationisten dan ook op de proppen: interne processen van zelforganisatie vertonen eveneens een vorm van selectief gedrag. Dit selectieve gedrag verschilt echter van natuurlijke selectie, omdat er geen omgeving is die actief beslist wat blijft bestaan en wat niet, maar het de moleculen zelf zijn die door die zelforde deels zelf ‘beslissen’ met welke moleculen ze een interactie zullen aangaan. Als zich dan hieruit cellen ontwikkelen, zullen het de cellen zelf zijn, die omwille van hun intern metabolisme, deels meebepalen wat wordt afgestoten en geabsorbeerd.

Daarom kan men van spontane generationisten zeggen dat ze darwinisten strictu sensu zijn: pas eens een systeem, een fenotype bestaat, zal de omgeving daarop natuurlijk selecteren. Wat natuurlijke selectie dan selecteert, is dat fenotype, dat omwille van zijn genotype (zijn genetisch materiaal), in staat is zich meer voort te planten in die omgeving.

Dit idee is niet neodarwinistisch, omdat de Moderne Synthese, natuurlijke selectie doortrekt tot op het niveau van moleculaire structuren. Zoals we later zullen zien, trekt Eigen het mechanisme van natuurlijke selectie door tot op moleculair niveau, waardoor hij stelt dat natuurlijke selectie zich niet enkel voordoet op het niveau van de interactie tussen organisme en omgeving (wat het geval is bij darwinisten en spontane generationisten), maar dat het zich ook voordoet intern, tussen genen. Andere neodarwinisten¹⁷ stellen dat natuurlijke selectie zich ook voordoet op het niveau van het genotype en tussen genotype en fenotype, los van het externe milieu.

Spontane generationisten definiëren natuurlijke selectie als iets dat zich enkel en alleen voordoet op het niveau van de interactie tussen de omgeving en het fenotype dat omwille van zijn genotype in staat is zich te reproduceren in die omgeving. De interne selectieprocessen definiëren ze daarbij niet als natuurlijke selectieprocessen maar als vormen van zelforganisatie.

Natuurlijke selectie kan zich daarom enkel voordoen zodra genen geëvolueerd zijn en deze in staat zijn hun replicatieve functie te vervullen. Zolang er geen fenotype bestaat dat beschikt over een genotype, wat het geval is bij de theorieën van Fox en Dose, Dyson en Kauffman, kan er geen sprake zijn van natuurlijke selectie.

Dit aspect van hun theorie komt het best tot uiting in de nadruk dat de spontane generationisten leggen op de foutentolerantie eigen aan het eerste, genen ontbrekend, leven.

De hoge foutentolerantie van het eerste leven wordt mogelijk gemaakt door deze processen van interne zelforganisatie. Het aantal moleculen in de oersoep moet enkel voldoende groot zijn waardoor de waarschijnlijkheid dat interacties tussen deze moleculen plaatsvinden, eveneens met een grotere waarschijnlijkheid voorkomt. Daarbij speelt niet elke molecule, in tegenstelling tot genen die deel uitmaken van een genetisch apparaat, een

cruciale functie. Enkel de meerderheid van moleculen moeten onderling interageren. Het eerste leven heeft door die grotere foutentolerantie meer flexibiliteit.

Pas met het ontstaan van genetisch materiaal wordt aan die foutentolerantie een halt toegeroepen. Er vond een shift plaats waarbij niet langer de proteïncellen informatie konden doorgeven (informatie begrepen als gedefinieerd door Fox en Dose, gedeeltelijke zelforganisatie), maar waarbij genen de nieuwe informatiedragers werden die bepaalden welke proteïnen vanaf dan gecodeerd werden. Informatie, begrepen als de specifieke sequentie van nucleotidebasen ontstond, samen met het mechanisme van natuurlijke selectie. Genen laten niet toe dat er veel fouten gebeuren bij de replicatie. Vanaf dan kan natuurlijke selectie inwerken op dat genetisch materiaal. Spontane generationisten begrijpen natuurlijke selectie enerzijds als iets dat zich enkel voordoet wanneer er genen zijn die indirect langs het fenotype door de omgeving geselecteerd worden, anderzijds als dat wat betrekking heeft op het tweede informatieconcept, dat verschilt van informatie begrepen als zelforganisatie.

Informatie begrepen als genetische informatie zorgt ervoor dat de processen van neutrale evolutie en zelforganisatie beperkt worden. Vanaf dan kan men spreken van wat Dyson de ‘tirannie van het gen noemt’, omdat het tweede informatiesysteem, omwille van zijn foutenintolerantie, bij wijze van spreken, veel meer gezaghebbend en controlerend is dan het eerste informatiesysteem.

Wat Dyson en Kauffman doen, is de ecologische systeemtheorieën waar foutentolerantie en homeostase kernbegrippen zijn, toepassen op moleculair niveau. Replicatie en foutentolerantie echter zijn twee antagonistische principes. Daarom laten ze het replicatieve deel van de cel weg uit de beginfase van het ontstaan van leven. Evolutie onder de vorm van natuurlijke selectie kon pas ontstaan eens leven zelf voldoende geëvolueerd was. Dyson (1990: 93):

“Only after the alien intruder has been tamed, the reconciliation between replication and error tolerance is achieved in a higher synthesis, through the evolution of the genetic code and the modern genetic apparatus.”

2.4.3. Derde these

Evolutie verschilt van natuurlijke selectie

Natuurlijke selectie wordt vandaag vaak gebruikt als synoniem voor evolutie. Bovenstaande echter toont dat evolutie zich op vele manieren kan voltrekken: er is neutrale evolutie, evolutie onder de vorm van zelforganisatie en er bestaat ook symbiogenese, wat – zoals we later zullen zien – een vorm van horizontale evolutie is in plaats van verticale evolutie eigen aan evolutie onder de vorm van natuurlijke selectie.

De derde these, die uit de tweede volgt, is dat men kan stellen dat natuurlijke selectie niet alleen niet verantwoordelijk is voor het ontstaan van leven, maar dat natuurlijke selectie ook verschilt van evolutie.

Keren we even terug naar Dyson. Wat hij zegt is dat de drijvende kracht van evolutie eigenlijk het metabolisme is, omdat het metabolisme een grotere foutentolerantie kent dan genen. De veranderingen die plaatsgrijpen, zijn niet zozeer te wijten aan de genen, maar aan het metabolisme zelf. En het is pas wanneer er zich fouten voordoen, dat een systeem in staat is te evolueren. Eén van die oorspronkelijke toegelaten fouten was genetisch materiaal dat toevallig door het proteïneleven geabsorbeerd, als parasiet zich in dit leven kon ontwikkelen.

Genen zijn, eenmaal gevormd, moeilijk te vernietigen vanwege hun solide en stabiele structuur. Eens een genoom zich ontwikkelt is het mogelijk dat er zich kleine puntmutaties voordoen (het vervangen van één nucleotidebase door een afwijkende nucleotidebase), maar het genoom zelf is iets wat nog moeilijk vernietigd zal worden. Deze genen hebben het eerste leven volledig veranderd: vanaf dan werden enkel linkshandige proteïnen gecodeerd en leven werd, met het ontstaan van natuurlijke selectie, minder foutentolerant. Vanaf dan werd leven meer conservatief en minder in staat grote evoluties zoals het ontstaan van een genetisch apparaat toe te laten. Deze these gaat gepaard met de vijfde: leven is conservatief, maar alvorens we deze bespreken is er nog een vierde element dat verklaring vereist.

2.4.4. Vierde these

- (a) Het bestaande leven is niet gericht op adaptatie, maar op zelfbehoud
- (b) Natuurlijke selectie leidt niet tot adaptatie, maar tot zelfbehoud

Als het neodarwinisme stelt dat een organisme geadapteerd is, dan bedoelen ze hiermee dat het aangepast is aan de omgeving waarin het zich bevindt. Adaptatie is steeds adaptatie aan een omgeving. Adaptatie wordt daarbij kwantitatief gemeten door de hoeveelheid nakomelingen dat een organisme kan produceren voor het sterft (de fitness).

Wat spontane generationisten stellen is dat leven niet gericht is op adaptatie aan de omgeving, maar dat als er een richting waar te nemen is in de evolutie, deze richting er één is waar leven mechanismen genereert die dat leven in staat stellen zich te behouden, ondanks de omgeving.

Dyson beschreef de ontwikkeling van de parasiet in het eerste leven als een gevaarlijke situatie. Deze situatie was gevaarlijk verstaan vanuit de positie van het eerste leven. Het eerste leven werd namelijk compleet veranderd door de ontwikkeling van een genetisch systeem, waardoor de oorspronkelijke zijnswijze van dat proteïneleven ophield te bestaan. Het proteïneleven kon hypothetisch twee richtingen uit: ofwel past het zich aan aan dit tweede leven, ofwel ging het dood. Dood gaan is in tegenspraak met zelfbehoud, dus blijft enkel aanpassing als theoretische optie over.

Natuurlijk is bovenstaande antropomorf uitgedrukt. Hoe kan het ook anders, dit werk is een poging tot kennisverwerking op mensenmaat. Als theoreticus probeer ik mij het perspectief van het eerste leven voor te stellen en natuurlijk had dit leven zelf geen ervaringen of perspectieven waaruit het kon kiezen.

Punt is echter, dat als dit eerste leven een wil zou hebben, dit eerste leven niet zou willen veranderen en gedirigeerd worden door dat tweede leven. Het tweede leven kan evolutionair gezien als een hoger niveau begrepen worden, maar het eerste leven ging er op achteruit: de foutentolerantie werd beperkt, enkel linkshandige aminozuren werden gecodeerd, de rechtshandige werden geweerd.

Voor dat eerste leven is de ontwikkeling van dat genetisch apparaat geen adaptatie: het eerste leven was namelijk niet langer in staat soortgelijke nakomelingen te produceren.

Dit is een punt dat door het Neodarwinisme vaak over het hoofd gezien wordt. Evolutie, of het nu onder de vorm is van natuurlijke selectie of bijvoorbeeld symbiogenese of parasitisme, betekent dat het bestaande leven onherroepelijk ophoudt te bestaan.

Toen het genetisch apparaat met de proteïnen een symbiose vormden, ontstond een nieuw systeem, niet uit het niets, het evolueerde uit het vorige, maar het vorige hield op te bestaan. Wij allemaal zijn kinderen geweest, die ontwikkelden tot volwassenen. We zijn nog steeds dezelfde persoon, maar we zullen nooit meer kind zijn. Dat wij volwassen werden is vanuit het perspectief van volwassenen adaptief, voordelig, we kunnen allerlei zaken verrichten die kinderen niet kunnen. Voor het kind dat we ooit waren is dit niet adaptief: het bestaat niet meer.

Dat het oorspronkelijke proteïneleven niet totaal vernietigd werd, maar in staat was een symbiose te vormen, kan men enerzijds begrijpen als een uiting van adaptiviteit: ondanks de genen kon het gedeeltelijk overleven, maar het dient vooral begrepen te worden als een mogelijkheid tot gedeeltelijk zelfbehoud. Zelfs al werd het eerste leven volledig veranderd, het werd niet totaal vernietigd.

Doorheen de evolutie zien we daarom niet zozeer een toename in adaptatie van een organisme aan de externe omgeving, maar een toename in mechanismen die toelaten dat een organisme zichzelf kan behouden, ondanks de omgeving. Soms wordt aanpassing aan een nieuwe situatie noodzakelijk om dit zelfbehoud mogelijk te maken, maar dat betekent niet dat deze adaptatie 'wenselijk' is voor het oorspronkelijk systeem dat zich genoodzaakt ziet te evolueren. De eerste organismen waren heterotrofen. Coacervaten en proteïnoïde microsferen, die model staan voor de eerste oercellen, kunnen zeer makkelijk een totale metamorfose ondergaan, naargelang de elementen die ze absorberen uit de omgeving. Met de ontwikkeling van een genetisch apparaat ontstonden autotrofe organismen: organismen die in staat waren in hun eigen energie en voedsel te voorzien.

Autotrofe organismen kennen daarom een grotere onafhankelijkheid van de omgeving dan heterotrofen. Daarom kan men stellen dat in plaats van adaptatie aan een omgeving, er veeleer sprake is van een toename in onafhankelijkheid van die omgeving. Het organisme is in staat zichzelf te behouden ondanks de omgeving waarin het zich bevindt.

"We can discern an increasing independence from the environment by the evolving system." (Fox en Dose, 1972: 242)

Adaptatie wordt namelijk binnen het neodarwinistisch paradigma ook begrepen als een toename in 1-1 correspondentie tussen organisme en omgeving. Daarmee wordt niet bedoeld

dat het organisme steeds meer beschikt over de mogelijkheid fysiek te gaan lijken op zijn omgeving, zoals een kameleon dat bijvoorbeeld kan. Daarmee wordt bedoeld dat de mechanismen die indirect geselecteerd worden door de omgeving, toelaten dat een organisme kan overleven in een omgeving. Een vis beschikt over kieuwen en schubben, wat hem toelaat te overleven in een waterige omgeving. Organismen die deze eigenschappen niet hebben, overleven niet in water.

Wanneer we echter de extremofielen terug in gedachten nemen, die beestjes die in de meest erbarmelijke omstandigheden leven, dan moeten we eerder stellen dat deze organismen ondanks hun omgeving toch nog in staat zijn te overleven en zichzelf te behouden in plaats van dat men kan stellen dat ze adaptief zijn aan die omgeving.

Het is namelijk vooral het feit dat dergelijke organismen autotrofen zijn dat hen toelaat ondanks die omgeving zichzelf te behouden. Autotrofe bacteriën bieden weerstand aan de omgeving en laten zich niet snel wegselecteren, zelfs al is de omgeving niet de meest ideale om in te leven.

“The elaborateness of the contemporary genetic apparatus can thus be understood as a means for composing constraints and for providing protection of the coding process. We may also visualize in the overall evolution how contemporary residue-by-residue mechanisms *replaced* earlier ordering mechanisms. Also, we visualize that the evolving cell adapted to *progressively increasing independence from the environment* in which the first ancestor emerged. An elaborative mechanism for coding would have protected this biochemical separation from the chemical activities of the environment.” (Fox en Dose, 1972: 257, m.c.)

Dit citaat vertelt ons heel wat. (1) Het genetisch apparaat, waardoor organismen meer autotroof werden, zorgde voor de ontwikkeling van heel wat beperkingen. Beperkingen aan wat: de foutentolerantie van het eerste leven: dit werd belemmerd een deel van zijn oorspronkelijke functies uit te voeren. (2) De oorspronkelijke ordeningsmechanismen werden vervangen door andere. Natuurlijke selectie ontstond en voorkwam dat de foutentolerantie van het begin nog langer plaats kon grijpen. (3) De evoluerende cel werd meer en meer *onafhankelijk* van de omgeving. Adaptief ? Zeer zeker, voor die evoluerende cel die deze autonomie verwierf. Het eerste proteïneleven echter hield op te bestaan. (4) Dit hield in dat ten gevolge van de ontwikkeling van natuurlijke selectie, het interne milieu van de cel beschermd werd en afgezonderd werd van de externe omgeving.

Adaptatie wordt bij spontane generationisten dus niet begrepen als aangepast worden aan de omgeving, maar onafhankelijk worden van de omgeving. Dit is evenveel als zeggen dat een organisme in staat is tot *zelfbehoud*, ondanks de omgeving. Laat ons dit dan ook doen, want hierdoor kunnen we het neodarwinistisch concept van adaptatie onderscheiden van het concept van zelfbehoud gehanteerd door spontane generationisten.

Daarom kunnen we stellen dat natuurlijke selectie niet zozeer leidt tot evolutie, integendeel, natuurlijke selectie zorgt voor de ontwikkeling van mechanismen die toelaten dat een organisme zich kan behouden ondanks een omgeving.

Natuurlijke selectie en genetisch materiaal zorgen veeleer voor stabiliteit, dan voor evolutie. Dit zijn natuurlijk eigenaardige uitspraken. We weten immers dat evolutie zich vandaag voltrekt wanneer genen muteren, deze tot uiting komen in het fenotype en dat fenotype kan mogelijk, niet noodzakelijk, meer nakomelingen produceren dan fenotypen waar deze mutatie niet tot uiting komt. Is dit het geval dan zal dit fenotype natuurlijk geselecteerd worden, indirect geprefereerd worden door de omgeving en het minder adaptieve fenotype zal uitsterven. Noch spontane generationisten, noch neodarwinisme ontkennen dat speciatie en derhalve evolutie zich vandaag op deze manier voltrekt. Natuurlijke selectie is namelijk een ambigu proces. Homeostase en evolutie zorgen beide voor het bestaan van leven en het veranderen van leven, er is een constante wisselwerking tussen beide processen. Natuurlijke selectie selecteert en stabiliseert de meest adaptieve organismen. Wanneer meer adaptieve organismen toevallig ontstaan zullen deze geselecteerd worden.

Toch mag men ook hier de invloed van het metabolisme niet over het hoofd zien. Een genetische mutatie houdt in dat *een* nucleotidebase vervangen wordt door een andere. GCC muteert bijvoorbeeld tot GGC, waarbij de tweede nucleotidebase een puntmutatie ondergaat. We herinneren ons dat er een verschil is tussen transcriptie en translatie. Alle genen vandaag ondergaan tijdens de replicatie de *transcriptiefase*. Niet alle genetisch materiaal echter wordt *vertaald* tot proteïnen. Onze genomen zitten vol met Junk DNA (Doolittle en Sapienza, 1980 en Orgel en Crick, 1980), genetisch materiaal dat niet wordt vertaald in proteïnen. Het kan dus best het geval zijn dat er zich puntmutaties voordoen, maar een grote hoeveelheid van die puntmutaties doen zich voor bij die genen die niet coderen voor proteïnen. Dus, zelfs al zijn er mutaties, dit wil daarom nog niet zeggen dat een organisme aantoonbaar evolueert, laat staan noodzakelijk evolueert.

Zoals we weten zijn het uiteindelijk proteïnen die een organisme maken, want zodra een proteïne gecodeerd werd door een gen, heeft dit gen geen invloed meer op die proteïne.

Evolutie is daarom een zeldzaam proces. Als het vandaag gebeurt, gebeurt het door natuurlijke selectie onder de vorm van puntmutaties die tot uiting komen in het fenotype. Dit wordt verre van in vraag gesteld. Maar diezelfde natuurlijke selectie zorgt eveneens voor stabiliteit en behoud van het reeds bestaande leven. Als we ons hierbij de vraag stellen waar natuurlijke selectie het meest voor zorgt, dan kan men stellen dat ze het meest zorgt voor dit zelfbehoud. Daarom kan men stellen dat natuurlijke selectie in eerste instantie een proces is dat leidt tot zelfbehoud eerder dan adaptatie en tot stabiliteit eerder dan evolutie.

Rest ons nog de volgende vraag: als natuurlijke selectie leidt tot zelfbehoud, impliceert dit dan niet dat natuurlijke selectie een intern proces is, dat niet verschilt van zelforganisatie?

Ja en nee. Met het ontstaan van genen ontstonden autotrofe organismen, die een grotere onafhankelijkheid verwierven van de omgeving. Genen laten toe dat de hele cel in staat is zichzelf te behouden in een veranderlijke omgeving, omdat zij beslissen welke proteïnen en

derhalve welke metabolische cycli belangrijk zijn. Maar dit zelfbehoud verschilt van de oorspronkelijke zelforganisatie, omdat deze laatste toeliet dat de heterotrofe organismen volledig inhoudelijk konden veranderen naargelang de omgeving waarin ze zich bevonden en de elementen die ze toevallig absorbeerden.

2.4.5. Vijfde these

Leven is conservatief

Waarom spreekt Dyson over de tirannie van het gen ? Waarom spreken Fox en Dose over beperkingen opgelegd aan de proteïneorganismen ?

Wel, we zijn tenslotte saaie organismen, vergeleken met het eerste leven. Dood en leven is niet eens meer symmetrisch en we beschikken slechts over linkshandige aminozuren.

“The fact that the rate of evolution of proteins is exceedingly slow [...] suggests that *the possibility for mutation has been greatly decreased as evolution proceeded*. This may be due to the construction of *an increasing number of constraints* within the cell. The picture is consistent with the inference that *the coding mechanism represents superimposed constraints*.” (Fox en Dose, 1972: 281, m.c.)

Genen zijn saai, ze laten bijna geen fouten toe, genen zijn conservatief en verplichten het losbandige eerste leven zich ook wat conservatiever te gedragen. Een proces dat Kauffman duidt als de overgang van het suprakritische naar het subkritische niveau.

De foutentolerantie werd steeds meer en meer ingeperkt, met de ontwikkeling van genen, RNA, DNA, ... Genen zorgen voor conservatisme in de zin van een toename in zelfbehoud van een geheel in homeostase. De veranderingen die plaatsgrijpen gebeuren vooral door het metabolisme, eigenlijk kan men in zekere zin zeggen dat metabolisme de drijvende kracht is van evolutie: het is dat wat fouten toelaat waardoor nieuwe dingen kunnen ontstaan. Meer zelfs, in zekere zin gebeurt evolutie niet *door* de genen die zich bevinden in een cel, maar voltrekt evolutie zich *ondanks* de genen aanwezig in een cel. Genen die een symbiose aangaan met de cel laten geen fouten toe. Ze streven naar zelfbehoud, niet zozeer van zichzelf zoals Dawkins theorie dit stelt, maar van het geheel in homeostase waarvan zij een deel uitmaken en dat zij tot op zekere hoogte kunnen dirigeren. Het is een zelfbehoud eerst en vooral gericht op het behouden van de cel in haar geheel, wat indirect leidt tot het zelfbehoud van de genen in kwestie.

Fouten of veranderingen die door het metabolisme worden toegelaten, moeten daarom zoveel mogelijk vermeden worden en dit kan pas het geval zijn als genen zoveel mogelijk coderen voor dat metabolisme. Anders zouden proteïnen wel eens een fout kunnen toelaten die genen vernietigen of veranderen.

Het HIV-virus is hier een prachtig (excuseer mij de uitdrukking) voorbeeld van. Het HIV-virus is een retrovirus, het penetreert de cel en kopieert zijn eigen RNA in het DNA van de gastcel. Op dat punt spreekt men van een provirus: de cel wordt niet vernietigd door de aanwezigheid van het provirus, integendeel: het provirus wordt samen met de cel

vermenigvuldigd. Het is pas enige tijd later dat AIDS uitbreekt, omdat het immuniteitssysteem werd uitgeschakeld (Eigen, 1996, 104). Een ander voorbeeld, dat we zo meteen bespreken zijn prionen.

Hoe men het ook draait of keert, zelfs een puntmutatie, de basis van evolutie onder de vorm van natuurlijke selectie, is uiteindelijk een fout, een blunder die zich voordoet tijdens de replicatie, waardoor de oorspronkelijke molecule verdwijnt en waarbij de poging tot zelfbehoud heeft gefaald.

De cel als geheel, in homeostase kent een losse structuur en laat fouten toe. Ze kent een tolerantie voor fouten en kan ondanks fouten nog goed functioneren. Genen (oorspronkelijk een van die toegelaten fouten) zijn deel gaan uitmaken van dat geheel in homeostase en trachten sindsdien die losse structuur en die toelaatbaarheid van fouten weg te werken. Ze leggen de cel in homeostase op zich wat conservatiever te gedragen, wat inhoudt: doen wat de genen hen zeggen en fouten buiten houden. Maar deze genen slagen niet volledig in hun opzet: door hun incompetentie maken ze zowel fouten bij het repliceren van zichzelf, fouten bij het dirigeren van wat een parasiet is en buiten moet blijven en wat binnen mag.

Met andere woorden een toestand van constante evolutie is niet mogelijk. Zodra er zich iets nieuws gemanifesteerd heeft, nestelt zich dit, kalmeert het als het ware. Het nieuwe streeft naar zelfbehoud, naar stabiliteit en dit kan het enkel doen, door sommige dingen toe te laten en andere te weren. Genen kunnen enkel toestaan wat mogelijk is in het bestaande apparaat, variaties binnen een bestaand thema. Dit kan leiden tot een volledig anders uitzicht van wat bestaat, maar het is en blijft slechts een variatie op een bestaand thema, een verschuiving in de expressie van reeds bestaande genen. Een puntmutatie is iets wat zich zelden voordoet en eens het zich heeft voltrokken zijn alle mogelijkheden gegeven: het tot uiting komen van een gemuteerd gen is enkel een verschuiving van de structuur.

Ook hier is er een metafoor die we kunnen gebruiken om het verschil tussen de metabolische en de replicatieve functies van leven te onderscheiden. Hoewel we ons daarmee antropomorf uitdrukken en we onder geen enkel beding impliceren dat genen of proteïnen zich werkelijk op deze manier gedragen, kunnen we de twee processen conceptualiseren als zijnde epicuristisch en stoïcijns.

Het eerste leven is conservatief in die zin dat het zijn mogelijkheid om fouten te tolereren niet wil verliezen, te vergelijken met epicuristen, het steekt niet zo nauw, als het maar werkt, een beetje wanorde mag, 't brengt verandering in de zaken, ben je dood, je hebt er geen last van, ben je levend, 't zijn de relaties die men aangaat met anderen wat telt.

Conservatief zijn voor genen betekent, niet alles willen, maar datgene dat je doet zo goed mogelijk doen. Datgene dat mogelijk is uitvoeren en dit naar je beste kunnen, maar niet meer eisen dan het mogelijke. Meer willen ze niet, genen zijn niet gericht op adaptatie, "goed" werkende genen blijven bestaan. Het is dit conservatisme dat genen nastreven zodra ze voldoende gemanifesteerd zijn in de cel. Genen zijn eigenlijk de stoïcijnen bij uitstek: ze streven ernaar datgene dat ze kunnen zo goed mogelijk te doen. Ze willen niet meer veranderen, enkel het bestaande verbeteren, datgene dat in hun bereik ligt ontwikkelen en dit ontwikkelen naar hun best mogelijke kunnen.

Zoals iedereen wel weet, stoïcijnen zijn zeldzame wezens. Stoïcijnen willen een leven gelijk aan de Goden, ze willen alles bewegen, zonder daarbij zelf bewogen te worden. Ze willen de perfectie van de Goden (datgene dat ze doen zo goed mogelijk doen, niet meer, maar ook niet minder) en hierbij streven ze een apathisch leven na: ze worden er niet (emotioneel) door bewogen, zijn onverstoorbaar.

Genen willen tiranniek een organisme bewegen, bewegen zo dat zij hun volledig kunnen, naar hun beste vermogen, ontwikkelen, zonder daarbij zelf bewogen te worden, dit wil zeggen zonder dat de genen zelf veranderen.

Het leven zelf, de cel als geheel, tolereert vreemde genen, het tolereert fouten. Genen zelf, tolereren geen fouten, genen zijn conservatief en trachten vanaf het ogenblik dat ze zijn deel gaan uitmaken van iets dat reeds bestond, deze tolerantie om te zetten in conservatisme, de overgang van het suprakritische naar het subkritische, nabij de rand naar wanorde, maar iets meer in de geordende staat.

2.5. Prionen

Laat me dit deel afsluiten met een woordje uitleg over prionen. We zagen reeds dat virussen en bacteriofagen, voor het grootste deel uit genen bestaan, de software van Dyson en dat, willen ze iets doen, ze het metabolisme van een ander nodig hebben (de hardware). Het huidige dogma legt sterk de nadruk op genen omdat het genen zijn die proteïnen coderen, maar zoals we gezien hebben is dit het tweede leven. Proteïnen kunnen ook op zich bestaan, autokatalytische netwerken vormen. Genen zijn dit metabolische leven binnengedrongen en hebben het aan banden gelegd, ze hebben het een beetje meer geordend: vanaf dan sturen zij de productie van proteïnen, zij beslissen welke er gemaakt worden en welke niet, welke proteïnen en enzymen elkaar mogen katalyseren. Gevolg van dit alles, herinneren we ons Eigen, is dat genen gezien worden als de enige dragers van informatie, proteïnen voeren slechts instructies uit.

Uiteindelijk zijn het proteïnen die een organisme maken. Het gencentrisme uit het verleden echter zorgt voor de idee dat organismen gedetermineerd worden door hun genen, terwijl organismen veeleer gedetermineerd worden door proteïnen. De ontwikkeling van een organisme is afhankelijk van proteïnen, waarvan de driedimensionele structuur wordt gedetermineerd door aminozuursequenties die op hun beurt afhankelijk zijn van de genen in het DNA. Daarbij wordt een onderscheid tussen transcriptie en translatie gemaakt (Ayala, 1978: 48).

Transcriptie slaat op het kopiëren van de instructies van de genen van het DNA in RNA. Dit gebeurt in de nucleus en het RNA wordt omgezet in messenger RNA. Dit mRNA gaat naar het cytoplasma van de cel en wordt dan vertaald (translatie) door ribosomen, in transfer RNA die dan de aminozuren aan elkaar rijgen (Todorov, 1990, 32). Zodra de proteïne gemaakt is, heeft dit RNA geen invloed meer.

Prionen, ontdekt en benoemd door Stanley Prusiner (1991: 1515), zijn infectiepathogenen die zowel in hun vorm als in de ziekte die ze veroorzaken verschillen van virussen, bacteriën, parasieten en aan de basis liggen van neurondegenererende ziekten zoals BSE bij koeien, Creutzfeldt-Jacob bij mensen en Scrapie bij schapen.

Prionen verschillen van virussen en alle andere vernoemde infectieagenten, omdat zij geen genetisch materiaal bezitten, ze kunnen verschillende vormen aannemen en veroorzaken geen immuniteitsrespons van het lichaam waarin ze actief zijn. Dit laatste toont aan dat ze deel uitmaken van het eigen lichaam, het is niet vreemd aan het organisme. Virussen bevatten wel nucleïnezuur, dat niet eigen is aan het organisme en juist omdat het dit bezit, veroorzaakt het een immunologische reactie (Büchen-Osmond, 1995).

De reden waarom prionen geen nucleïnezuur bevatten is dat ultraviolet licht, ioniserende radiatie en andere elementen die nucleïnezuur veranderen of vernietigen, prionen volledig onberoerd laten.

Vraag is, wat zijn het dan wel? Proteïnen. En de reden waarom we dit weten is dat het vernietigd wordt door dingen die aminozuren vernietigen. En vanwaar komen proteïnen? Van genen. Is er een gen dat een prion codeert? Nee (Prusiner, 1991, 1515). Komt het dan van buiten het lichaam? Nee, er is geen immunologische reactie.

Wat doen prionen? Ze zorgen voor geprogrammeerde celdood en er komen geen nieuwe cellen in de plaats. Resultaat: gaten in je hersenen, met de dood tot gevolg.

Vraag dan is, als genen de uitsluitende drager zijn van informatie en als genen coderen voor proteïnen en als prionen niet gecodeerd worden door genen en als ze zelf geen genetische informatie in zich dragen, hoe 'weet' een prion dan hoe ze de cel moet vernietigen?

Even dacht men een gen gevonden te hebben dat de *prion*proteïne codeerde, vandaar de naam PrP^{gen}. Maar dit PrP^{gen} blijkt niets van doen te hebben met de ziekte. Het PrP^{gen} codeert voor een PrPproteïne. Deze kan in twee vormen voorkomen: PrP^c: de normale proteïne die een rol speelt in de synapsen (Heaphy, 2000). Het is deze vorm die gecodeerd wordt door het gen. En de andere vorm noemt men PrP^{sc}, de voornaamste proteïne van het ziekte veroorzakende prion, het is dus dezelfde proteïne met dezelfde bestanddelen, alleen kent het een andere vouwstructuur: de proteïne ontvouwt zich spontaan en flipt naar een andere toestand (Prusiner, 1995).

Nu is er in dat PrP^{gen}, bij sommige gevallen, een puntmutatie ontdekt. Een puntmutatie is een fout in de replicatie van het DNA, voor de translatie in proteïnen waarbij één nucleotidebase vervangen wordt door een andere (Ayala, 1978, 50). Maar die puntmutatie zorgt nog steeds voor een gewone PrP^c-proteïne. Wel maken diegene met deze mutatie meer kans op het ontwikkelen van bovengenoemde ziekten en deze gemuteerde genen zijn erfelijk, waardoor men de ziekte kan overdragen. Zaak gesloten zou je denken, er is een gen, dit maakt een proteïne en deze flipt zich als dat gen een puntmutatie heeft ondergaan. Niet helemaal, men kan besmet worden en prionen ontwikkelen zonder drager te zijn van de puntmutatie en de ziekte kan zich sporadisch voordoen, noch overgedragen, noch erfelijk (Prusiner, 1995). En er zijn dieren (hamsters en kippen bijvoorbeeld) die drager kunnen zijn, maar nooit de ziekte ontwikkelen (Bowersox, 1998).

Prionen ‘dragen’ hun ‘informatie’ door de manier waarop ze gevouwen zijn en het verschil in vouwstructuur is het gevolg van een spontane switch van een normale PrPc-proteïne naar een PrPsc-proteïne (de proteïnen van prionen), *na* de translatie van het PrP-gen in een PrPc-proteïne. Dus pas na de translatie, als de proteïne reeds bestaat en er geen invloed meer is van de genen, gebeurt de switch, spontaan. En de reden waarom we weten dat bij die switch geen genen betrokken zijn is dat het mRNA van het PrP-gen onveranderd blijft tijdens infectie (Prusiner, 1991: 1516).

Dus noch het prion, noch het genoom van het organisme bevat een gen dat codeert voor de PrPsc-proteïnen van prionen, het is een spontane omschakeling in de manier waarop de normale PrPc-proteïne gevouwen wordt, na het translatieproces van RNA in aminozuren. Een PrPsc-proteïne is moeilijk te bekomen, de omschakeling gebeurt spontaan, men kan de gebeurtenis niet voorspellen. Maar eens de proteïne geflipt is, vermenigvuldigt de prioninfectie zich exponentieel, PrPsc-proteïnen binden zich aan PrPc proteïnen en doen deze eveneens omschakelen, het werkt met andere woorden autokatalytisch. Prusiner (1991: 1520):

“Pulse-chase experiments with scrapie-infected cultured cells indicate that conversion of PrPc is a posttranslational event. [...] These observations are in accord with studies that show that PrPsc accumulates in the brains of scrapie-infected animals, yet PrP mRNA concentrations remain unchanged.” (Ibid.: 1517) [...] The multiplication of prion infectivity is an exponential process in which the posttranslational conversion of PrPc or a precursor to PrPsc appears to be obligatory. (Ibid.: 1519) “Although the initial stochastic event may be inefficient, once it happens the process would then become autocatalytic.” (Ibid.: 1520)

Wat we hier zien is een blunder van de genen, die niet alle processen in de hand hebben en niet in staat zijn alles te dirigeren. Spijtig voor de hersenen, maar proteïnen kunnen ook creatief zijn. Een gencentrisme biedt een interessant perspectief om bepaalde processen in een cel te verstaan, maar is onvoldoende om alles te verklaren. Genen hebben niet alles in de hand, niet alles heeft een genetische oorzaak.

Het voorbeeld van prionen toont op dramatische wijze de beperktheid van genen. Een gen codeert hooguit voor een proteïne, terwijl het de proteïne is die een organisme maakt of vernietigt. Het gencentrisch beeld, waarbij genen worden geportretteerd als de determinerende factor in de ontwikkeling van een individu is vanuit deze optiek onhoudbaar.

2.6. Kort samengevat

Aangetoond werd dat het ontstaan van leven niet gelijk is aan het ontstaan van evolutie op basis van natuurlijke selectie. Leven is niet onmiddellijk genetische informatie. Genen zijn slechts indirect de oorzaak van evolutie, het is het metabolisme dat evolutie toelaat, doordat het vreemde genen toelaat of gedrag vertoont niet geprogrammeerd door de genen.

Genen kunnen een organisme doen variëren, zonder voor evolutie te zorgen (bijvoorbeeld bij het tot uiting komen van recessieve en dominante allelen), of genen kunnen zelf voor evolutie zorgen door te muteren. Eens deze evolutie zich heeft doorgevoerd, streeft het naar zelfbehoud, is het conservatief. Genen zijn eigenlijk van in het begin conservatief. Zeker van hun bestaan, kunnen ze hun conservatisme opleggen aan datgene dat geen conservatisme nodig heeft. Ze proberen volledige controle uit te oefenen op datgene waar ze deel van gaan uitmaken. Hierin slagen ze echter niet. Proteïnen ‘vergeten’ niet dat ze het ook zonder genen kunnen, kijk maar naar prionen.

Natuurlijke selectie is niet aanwezig bij het ontstaan van leven, maar wordt slechts mogelijk zodra leven zich voldoende heeft ontwikkeld. Aangetoond werd dat natuurlijke selectie niet begrepen kan worden als synoniem voor evolutie, maar dat natuurlijke selectie integendeel zorgt voor stabiliteit en conservatisme. Als dit het geval is, wordt het aanvaarde dogma dat natuurlijke selectie zorgt voor evolutie, niet langer verdedigbaar. Integendeel, dan heeft men twee perspectieven, waarbij men enerzijds een evolutiemechanisme heeft en later een stabilisatie van het geëvolueerde aan de hand van natuurlijke selectie.

3. DE NAAKTE RNA-HYPOTHESE VAN MANFRED EIGEN

“[...] there is no ‘universal formula’ that could be used to deduce rigorously the origin of life and to explain its miraculous variety, from the simplest virus to the human mind. On every level of organisation, we can identify mechanisms that allow the system to develop further. They have much in common and differ greatly in detail. Our task is not just to build up certain chemical structures; a self-organising system also needs, so to speak, to be ‘motivated’ to develop itself. Ultimately, it has no choice but to adapt itself to the given environmental conditions, for the creation of which it itself is partly responsible.”

(Manfred Eigen, 1996: 39)

Manfred Eigen is zoals gezegd representatief voor het standaardparadigma in de biologie wat betreft de oorsprong van leven: aangenomen wordt dat leven ontstond met een autokatalytische molecule: een naakte streng van genen in staat zichzelf te behouden, zichzelf te repliceren en deze molecule zou ook zelf verantwoordelijk zijn voor de ontwikkeling van het vertaalapparaat waarbij proteïnen worden gecodeerd.

Zoals we zullen zien verschilt hij echter ook van het neodarwinistisch paradigma. Dit paradigma, ook de Moderne Synthese genoemd, is een combinatie van enerzijds natuurlijke selectie begrepen als indirecte selectie van de best aangepaste fenotypen door de omgeving ten gevolge van het uitsterven van de meest nadelige fenotypen in lijn met Darwins werk, anderzijds de erfelijkheidsleer van Mendel die verklaart hoe individuele variatie los van evolutie binnen een populatie van organismen mogelijk is. Het ontstaan van een mutant en het tot uiting komen van deze mutatie in een populatie van organismen worden als willekeurig en dus niet onderhevig aan natuurlijke selectie begrepen. De Moderne Synthese begrijpt daarbij natuurlijke selectie als iets dat zich voordoet op het niveau van de interactie tussen fenotype en omgeving. Manfred Eigen echter trekt natuurlijke selectie door tot op het niveau van genen en de interactie tussen genen onderling en stelt dat natuurlijke selectie zich enkel op dit niveau voordoet.

Aangenomen dat informatie (in ons geval genen) zich prebiotisch kon ontwikkelen stelt hij zich voornamelijk twee vragen: (1) hoe kunnen deze individuele genen zich koppelen tot replicatiecycli (strengen van genen in staat zichzelf te repliceren) en zich optimaliseren zodat de foutencatastrofe vermeden wordt en (2) hoe kunnen deze individuele replicatiecycli zich koppelen tot een genoom ?

We zullen deze vragen dan ook uitvoerig behandelen maar we bekijken eerst van naderbij welke definitie van leven Eigen hanteert.

3.1. Genen als noodzakelijk en voldoende voor leven

Keren we even terug naar Dyson, dan herinneren we ons dat waar men de grens trekt tussen dood en leven tot nog toe niet met zekerheid geduid kan worden. Dyson argumenteerde dat

metabolische proteïncellen voldoende waren om iets als levend te benoemen en dat genen niet noodzakelijk deel uitmaken van een definitie van leven.

Manfred Eigen gaat de andere weg op. Voor hem zijn genen niet enkel noodzakelijk, wil men iets als levend benoemen, ze zijn volgens hem ook voldoende.

DNA karakteriseert hij als de overgang van chemie naar biologie. DNA, zelf een chemische substantie, is meer dan alleen maar een grote molecule, het is de drager van informatie en het is informatie die alle leven determineert. Alle organismen, hoe divers ze ook mogen zijn, bevatten allemaal dezelfde universele genetische code. Genen kunnen weliswaar verschillen van individu tot individu en van soort tot soort, maar de nucleotidebasen waaruit genen zijn opgebouwd en de manier waarop ze georganiseerd zijn, zijn identiek voor alle organismen.

Gemeenschappelijk is dus DNA, de drager van erfelijke informatie, dat volgens volgend schema wordt verwerkt (Eigen, 1996: 16):

“Legislative -> Message -> Executive -> Function
DNA -> RNA -> Protein -> Metabolism”

Genen zijn daarom volgens Eigen, het essentiële, noodzakelijke kenmerk voor leven. Alle leven heeft zijn eigen genetisch materiaal, heeft het dit niet, dan is het dood.

DNA is daarom volgens Eigen datgene wat een overgang van niet-leven naar leven mogelijk maakt. Toch, ergens hangt hij daar de connotatie aan vast dat DNA zelf ook leeft, het is niet louter een noodzakelijke eigenschap voor leven, de aanwezigheid van DNA is volgens hem ook voldoende om iets als levend te benoemen. Eigen zegt ons dit niet expliciet, maar maakt ons dit duidelijk aan de hand van een citaat van Thomas Mann:

“Mann searched for the smallest living entities below the level of the living cell. *“Those were the genes”* [Mann].” (Ibid.: vii, m.o. ¹⁸)

In een andere passage stelt hij dat DNA is uitgerust met de meest fundamentele eigenschap *van* leven en haalt hij weer Thomas Mann aan om te stellen dat DNA de kleinste eenheid van leven is.

“Since 1953, we have known how genes are built up, and how, within them, the transition from inanimate matter to ‘blueprint of life’ takes place. The sub-units of genes are ‘elementary’ molecular groups in the chemical sense, chemical units. Only when they are linked up in the DNA molecule does a new, life-specific quality arise: *information*. Indeed, DNA is equipped with the most conspicuous properties of life. It has a memory, it can reproduce itself, it can mutate during reproduction and thus adapt itself by evolution, and by virtue of the metabolism of the cell it is prevented from sinking into a state of chemical equilibrium, which would exclude the possibility of life. This little unit of life says Mann, ‘*far below microscopic size*’ can grow spontaneously ‘*according to the law that each could bring forth only after its kind*’,

and it possessed *'the property of assimilation'* (adaptation) - all of these *'characteristics of life'*." (Ibid.: vii-viii, m.o.)

Zeggen dat genen de fundamentele eigenschappen hebben *van* leven is zoveel als zeggen dat het ook echt leeft, anders spreekt men over eigenschappen noodzakelijk *voor* leven.

Eigen neemt dus enerzijds aan dat DNA zelf leeft. Hij spreekt dan ook, zoals we meteen zullen zien, over individuen als hij het heeft over replicators waarmee hij doelt op RNA, DNA en bacteriën. Anderzijds vinden we ook hier een universalisering van wat men onder levend kan begrijpen: specifiek aan leven is dat het in staat is informatie te behouden en door te geven door replicatie. Deze informatie moet tevens in staat zijn toevallige mutaties te ondergaan en mag ook geen chemisch equilibrium bereiken omdat alle evolutie hier dan ophoudt. Op aarde is nucleïnezuur de drager van informatie, maar deze meer abstracte definiëring van informatie als noodzakelijk en voldoende voor leven impliceert dat gegeven andere informatiesystemen zich zouden ontwikkelen (of ontwikkeld hebben), dit ook als levend benoemd kan worden.

3.2. Hoe kan informatie ontstaan ?

“[Is] ‘being alive’ really a necessary prerequisite of selective and evolutionary behaviour ?”

(Eigen, 1997: 547)

De eerste van de twee vragen die Eigen zich stelt is hoe informatie prebiotisch kon ontstaan. Zijn doelstelling daarbij is dat hij natuurlijke selectie, verschillend van spontane generationisten, wil doortrekken tot op prebiotisch niveau.

3.2.1. De autokatalytische molecule

“Uncatalyzed replication of RNA never has been observed to any satisfactory extent [...]”

(Eigen, 1977, 564)

De voornaamste aanname van Eigens theorie is dat leven begon met een autokatalytische molecule, een streng van genen in staat tot replicatie zonder de hulp van proteïnekatalysatoren. Eigen erkent echter, zoals het moto van dit deel aantoont, dat deze vorm van replicatie, zonder de hulp van proteïnen nog nooit is waargenomen, waardoor men het bestaan van deze molecule prebiotisch slechts kan vooronderstellen. In zijn werk van 1996 stelt hij dat ribozymen eveneens een mogelijke prebiotische katalysator zijn van leven, maar zoals we gezien hebben is ook dit tot nog toe enkel een theoretische aanname. Ribozymen kunnen laboratoriums zichzelf knippen of plakken, maar volledige autonome zelfreplicatie van een genenstreng is tot nog toe laboratoriums niet verwezenlijkt en in de natuur komt het voor zover bekend helemaal niet voor.

Eigen ontkent niet dat op zichzelf staande proteïnen mogelijk prebiotisch aanwezig waren en eventueel konden helpen bij de replicatie van deze autokatalytische molecule. Zijn belangrijkste argument echter om te stellen dat leven begon met genen alleen is dat als op zichzelf staande proteïnen (die niet gecodeerd worden door genen) prebiotisch aan genen voorafgingen, deze proteïnen zowel de complementaire (G-C en A-T of A-U bij RNA) als de niet-complementaire nucleotidebasenparen konden helpen. Om een belangrijke rol te vervullen bij de replicatie van toevallig ontstane genen, zouden ze alleen complementaire basenparen mogen katalyseren (knippen en plakken). Maar aan deze voorwaarde kunnen de proteïnen maar voldoen als ze reeds deel uitmaken van het vertaalapparaat wat op zijn beurt dan eerst reeds moet ontwikkeld zijn. Daarom stelt hij dat leven begon met genen en de replicatie daarvan, gevolgd door de ontwikkeling van het vertaalapparaat waarbij deze genen dan begonnen te coderen voor proteïnen. Eigen (1977: 562):

“In order to achieve a discrimination between complementary and non-complementary base pairs according to known differences in free energies, the abundant presence of catalytically active, but otherwise uncommitted proteins as environmental factors might have helped. However, uncommitted protein precursors in some cases will favour the complementary, in other cases the non-complementary, interaction. Any preference of one over the other can only be limited to the difference of free energies of the various kinds of pair interaction. Any specific enhancement of the complementary interaction would require a convergent evolution of those particular enzymes which favour this kind of interaction. In order to achieve this goal they must themselves become part of the self-reproducing system which in turn requires the evolution of a translation mechanism.”

Proteïnen kunnen volgens Eigen pas een belangrijke rol spelen eens ze gecodeerd worden door een reeds bestaand genetisch apparaat.

De volgorde die Eigen (1977: 564) daarom hanteert voor het ontstaan van leven is (1) het ontstaan van proteïne-enzyme-vrije RNA-replicatie (waarbij waarschijnlijk transfer RNA of tRNA-achtige voorgangers het eerst op de proppen kwamen ¹⁹⁾, gevolgd door (2) RNA-replicatie waarbij door dit RNA gecodeerde proteïnen het replicatieproces helpen katalyseren waarna (3) DNA en DNA-replicatie ontstond gevolgd door (4) DNA-replicatie en recombinitie van dit genetisch materiaal in eukaryotische cellen. Ook ribozymachtigen kunnen naast tRNA een van de eerste genetische bewoners geweest zijn (Eigen, 1996).

“The problem of the complexity of organisms can thus be reduced to that of the complexity of their blueprints, since it is these that, in an appropriate environment, provide the instructions for the origin and the development of an organism.” (Eigen, 1996: 9)

Om deze hypothese theoretisch mogelijk te maken wordt een tweede vooronderstelling aangenomen, namelijk dat alle noodzakelijke bouwstenen van de autokatalytische molecule prebiotisch aanwezig waren, naast niet-gecodeerde proteïnen.

“Here we simply start from the assumption that when self-organisation began all kinds of energy-rich material were ubiquitous including in particular: amino acids in varying degrees of abundance, nucleotides involving the four bases A, U, G, C, polymers of both preceding classes, i.e. proteinoids as well as tRNA-like substances, having more or less random sequences.” (Eigen, 1978: 346)

Zoals we gezien hebben bij de bespreking van de problemen met de RNA-wereld en de oersoep, is het echter niet evident om aan te nemen dat al deze elementen op de primitieve aarde aanwezig waren. Vooral nucleotiden zijn prebiotisch moeilijk te bekomen, zodra de temperatuur boven de 0°C stijgt. Eigen echter vooronderstelt dat alle elementen, ook nucleotiden, aanwezig waren en in voldoende aantal voorkwamen waardoor de waarschijnlijkheid van interacties tussen de elementen vergroot.

Hiervoor baseert hij zich op Miller en Orgel die reeds in de jaren zestig het belang van Adenine(nucleotiden) onderstreepten, zowel in het genetisch proces (AMP) als voor energietransfer (ATP) en de experimenten van Oró, waarbij Adenine laboratorium geproduceerd werd, worden aangehaald. A, samen met urea of cyanoogeen geeft laboratorium Guanine. Cytosine kan men experimenteel bekomen door nitrogeen en methaan elektrisch te laden, waardoor een product cyanoacetyleen gevormd wordt dat een mogelijk pad geeft naar de ontwikkeling van C. Eens men C verwerft, krijgt men er Uracil gratis bij, omdat U een hydrolyseproduct van C is (Eigen, 1978, 346-7). Ook de reeds besproken Eigen en Orgel experimenten funderen hier deze aanname.

Aangenomen dat een tRNA-achtige zich prebiotisch toevallig ontwikkelde, dan bestond deze, volgens Eigen, waarschijnlijk uit G-C basenparen, omdat deze stabiel en trouwer zijn. Zoals we gezien hebben coderen drie nucleotidebasen, een codon, voor aminozuren (naast stop en start codes). Aminozuren zijn de bouwstenen van proteïnen en deze helpen op hun beurt in een hedendaagse cel de replicatie van genetisch materiaal daar ze werken als enzymen die het proces versnellen. Volgens Eigen theorie zouden de tRNA-achtige structuren niet snel na hun ontstaan beginnen coderen voor aminozuren. GGC is het codon voor glycine en GCC is het codon voor alanine (Eigen, 1978: 360). De twee meest voorkomende aminozuren in de oersoep, zouden dus ook het meest waarschijnlijk het eerst gecodeerd worden door genen, gegeven dat de eerste basenparen bestonden uit G en C. Zoals bovenstaande citaat stelt, zouden deze door genen gecodeerde aminozuren, omdat ze deel uitmaken van het systeem, helpen bij de latere replicatie van RNA. Punt is echter dat eerst het genetisch apparaat ontstond en dan pas het vertaalapparaat.

Het ontstaan van de cel is iets wat Eigen (1978: 364-5) het laatst plaatst. De cel wordt pas noodzakelijk in de evolutie bij de overgang van fenotype naar genotype. Het *fenotype* is het zichtbare organisme, maar dit organisme kan drager zijn van genen die niet tot uiting komen in dat organisme. Deze laatste genen, die wel aanwezig zijn in een cel, maar geen invloed

hebben op het uiterlijk of het gedrag dat een organisme vertoont, samen met de genen die dit wel doen, worden het *genotype* genoemd. Enkel een deel van het genotype is actief in een organisme.

Men kan maar spreken van de ontwikkeling van een fenotype op het niveau van de eukaryoten (cellen waarbij het genetisch materiaal zich koppelt in een genoom en verscheidene cellichaampjes). Prokaryoten (cellen die wel genen maar geen genoom bezitten) hebben een fenotype dat steeds identiek is aan hun genotype. En ook bij individuele replicatiecycli van genen zoals RNA, DNA en virussen is het genotype identiek aan het fenotype.

De cel en dus een membraan werd volgens Eigen pas *noodzakelijk* (wat niet uitsluit dat er zich reeds vroeger in de tijd cellen ontwikkelden) bij de ontwikkeling van eukaryoten omwille van de genotype-fenotype interactie. Pas als genotype en fenotype zich dicht bij elkaar vinden kan men er zeker van zijn dat het genotype een invloed uitoefent op zijn eigen fenotype.

Ook Eigen universaliseert net als Orgel het ontstaan van leven. Er is geen enkele wet die stelt dat alleen op aarde leven kan ontstaan, laat staan dat leven enkel zou kunnen ontstaan in een oersoep zoals bijvoorbeeld een oceaan.

“Who would claim today, that life could only originate in porous material, or at interfaces, or within multilayers at the surface of oceans, or in the bulk of sea water ? The models show that it may originate – with greater or lesser likelihood – under any of those boundary conditions, if – and only if – certain criteria are fulfilled. These criteria refer to *the problem of generation and accumulation of information* and do not differ qualitatively when different boundary conditions are applied.” (Eigen, 1978: 365, m.c.)

Deze universalisering van mogelijke plaatsen waar leven kan ontstaan, mogelijk ook op andere planeten evenals de definiëring van leven als het *ontstaan, accumuleren en doorgeven van informatie* zorgt ervoor dat Eigen een meer abstracte, universele definitie hanteert van natuurlijke selectie en leven. Nucleotiden en genetische replicatiecycli zijn slechts één mogelijke vorm van informatie die aan de basis ligt van leven.

Op basis hiervan onderzoekt Eigen een meer abstract principe van het ontstaan van informatie waar we zo dadelijk nader op ingaan. Eerst keren we ons nog even naar de informatiesystemen eigen aan de gekende organismen.

3.2.2. De vergelijkende sequentieanalyse

“Evolution is *conservative* and therefore appears to be an almost continues process – apart from occasional drastic changes. Selection is in fact based on instabilities brought about by the appearance of advantageous mutants that cause formerly stable distributions to break down. The descendents, however, are usually so closely related to their

immediate ancestors that changes emerge very gradually. Prebiotic evolution presents no exception to the rule.”

(Eigen, 1978: 367, m.c.)

Een bijkomend argument om het ontstaan van leven te reduceren tot genen haalt Eigen uit de resultaten bekomen door de vergelijkende sequentieanalyse.

Om te weten hoe leven is kunnen ontstaan, moet men zich volgens Eigen niet bezighouden met de verschillen tussen de organismen onderling, wat de taak is van biologen; maar moet men zich integendeel gaan toespitsen op de gelijkenissen, om hieruit terugkomende patronen af te leiden die dan kunnen fungeren als wetten, de taak van chemici en fysici.

De voornaamste gemeenschappelijke eigenschap van leven is, zoals we zagen, volgens Eigen (1996: 16) DNA. Als men stelt dat DNA genetische informatie bezit, refereert men aan de nucleotidebasen waaruit genen zijn opgebouwd. De manier waarop de nucleotiden elkaar opvolgen, de sequentie van de nucleotiden, bepaalt de genetische informatie. Als men de sequentie van de nucleotiden kent, identificeert men de genetische informatie derhalve op een kwantitatieve manier.

Dit maakt het mogelijk dat de verschillende organismen, onderling met elkaar vergeleken kunnen worden naar verwantschap door de verschillende sequenties naast elkaar te leggen. Een methode die ‘vergelijkende sequentie analyse’ wordt genoemd²⁰.

Bij deze vergelijking introduceert Eigen twee nieuwe begrippen: ‘*information distance*’ en ‘*distance space*’. De informatieafstand is gelijk aan de afstand tussen posities in vergeleken sequenties, die verschillende symbolen hebben, maar waarvan men zou verwachten dat ze zouden overeenstemmen. De afstand-ruimte is dan het geheel van die afstanden van alle mogelijke sequentieparen. Dit kent een ‘*branching*’ patroon, het vertakt en dit patroon kan mathematisch worden uitgedrukt ²¹.

Via deze vergelijkende sequentie analyse, krijgt men een beeld van de eerste stappen van evolutie: men weet zo dat alle organismen dezelfde oorsprong hebben en dat ze uit diezelfde oorsprong geëvolueerd zijn en zelfs hoe ze geëvolueerd zijn.

De vergelijkende sequentie analyse wordt vandaag meer en meer gebruikt om evolutionaire lijnen te traceren. Mitochondriaal DNA wordt enkel via de moeder overgeërfd en enkel mannen dragen een Y-chromosoom dat enkel van de vader wordt overgeërfd. Aan de hand van de vergelijkende sequentieanalyse kan men tot op zekere hoogte de evolutionaire route die onze vroege voorouders hebben afgelegd, reconstrueren. Daarbij worden zowel een vrouwelijke als mannelijke voorouder (mitochondriale Eva en Y-chromosoom Adam) hypothetisch gereconstrueerd.

Maar het gaat verder dan dat. Onderzoek van ribosomaal RNA toont aan dat fylogenetische verwantschap (verwantschap tussen verschillende soorten en rijken) (bijna) steeds volgens een *boomachtige topologie* verloopt, wat wil zeggen dat soorten zijn ontstaan door *vertakkingen*. Men heeft een eerste soort die zich, door een ontstane mutatie, in twee splitst en deze twee soorten kunnen zich dan weer splitsen in twee of meerdere soorten,

gegeven dat ze mutaties ondergaan. Omgekeerd betekent dit dat uiteindelijk alle soorten zijn geëvolueerd uit één eerste soort die zich, ten gevolge van mutaties, is gaan vertakken.

De grote diversiteit van levende organismen die we vandaag kunnen waarnemen zijn (bijna, daar komen we in het volgende hoofdstuk op terug) allen het gevolg van vertakkingsprocessen van evolutie onder de vorm van reproductie en mutatie (Eigen, 1977: 541). Het DNA vandaag bewaard in onze cellen zijn haast *historische documenten* van de beginfase.

“Biological evolution is among the most conservative and economical processes imaginable. Instead of inventing new kinds of molecules, complicated chemical systems, or novel tissues and organs, it builds bit by bit on what already exists. Moreover, because bits can be added only to what already exists, and because biochemical systems comprise many intricately interlinked pieces, any particular full-blown system can arise only once. Why the process operates this way is easy to understand. Cells are like sophisticated timepieces whose working parts depend on one another in complicated ways.” (Schopf, 2002: 163)

Uit deze informatie kunnen we namelijk afleiden dat we een gemeenschappelijke oorsprong kennen en dat de eerste fylogenetische vertakking van deze “*Last Common Ancestor*” zoals hij in de literatuur genoemd wordt, ongeveer 3500 miljoen jaar geleden gebeurde (Orgel, 2002: 141).

“Because of the way evolution works, the genealogical relations shown by the Universal Tree can be used to explore the nature of life’s Last Common Ancestor (LCA) – the plexus of primitive early-evolved microbes that existed before the rise of superkingdom-like domains – even though all the members of this ancient rootstock are long extinct. Since any complete biochemical system is far too elaborate to have evolved more than once in the history of life, it is safe to assume that microbes of the primal LCA cell line had the same traits that characterize all its present-day descendants. In other words, all the key components shared by every member of the three domains [Bacteria, Archae and Eukarya] must have been present in LCA microbes: genes (DNA), proteins (including enzymes), and protein factories (ribosomes and RNA), together with the ways to make energy (metabolic pathways), store energy (ATP, adenosine triphosphate), repair mutations and deformed enzymes (repair mechanisms and chaperonin proteins), and divide and reproduce (by special genome-replicating enzymes). The basic workings of the life – from genetics to the manufacture of proteins, from metabolism to the way cells divide – were in place before the ancient rootstock gave rise to present-day domains.” (Schopf, 2002: 163)

Ten gevolge van deze, door de vergelijkende sequentie bekomen, resultaten, wordt het belang van genen nogmaals onderstreept. We kunnen hierdoor met vrij grote accuraatheid onderzoeken wanneer soorten zich in de tijd splitsten en kunnen zo de eerste evolutionaire

lijnen traceren. Het idee ontstaat daarom dat deze informatie die we bekomen uit vergelijkend genenonderzoek voldoende is om de oorsprong van leven te vatten. Proteïneachtigen en proteïnecellen worden daarbij niet als levend begrepen, noch als noodzakelijk opdat leven, begrepen als genetische informatie, kon ontstaan. Volgens de naakte RNA-hypothese verwijzen deze proteïnen en cellen slechts naar een mogelijke chemische evolutie die voorafging aan het ontstaan van leven, zonder dat deze chemische evolutie daarbij van enig belang was om leven als genetische informatie, tot stand te brengen. Het bovenstaande citaat van Schopf echter toont aan dat we veel meer dan enkel genetische informatie evolutionair kunnen traceren. We kunnen vandaag ook proteïnen aan vergelijking en datering in de tijd onderwerpen, waardoor we ook allerhande conclusies kunnen trekken omtrent de metabolische, de delings- en de reproductieprocessen die onze vroegste gemeenschappelijke microbiale voorouder bezat.

3.2.3. Informatie en natuurlijke selectie²²

“It is quite unsatisfactory to assume that it [the genetic code] was always accidentally the optimal assignment which occurred just once and at the right moment, not admitting any of the alternatives which, undoubtedly, would have led to a branching of the code into different fine structures. On the other hand, it is just as unsatisfactory to invoke that the historical route of precellular evolution was uniquely fixed by deterministic physical events.”

(Eigen, 1977: 542)

De voornaamste doelstelling van Eigen is, zoals gezegd, dat hij natuurlijke selectie, verschillend van spontane generationisten, wil doortrekken op prebiotisch, genetisch niveau. De reden die hij hiervoor aanhaalt is dat de genetische code, aanwezig in alle vandaag bestaande organismen, zeer optimaal functioneert. Opdat iets optimaal functioneert echter, moet volgens Eigen (1977: 542) de best functionerende code ooit via trial en error gekozen zijn uit een reeks alternatieven. Net zoals de vergelijkende sequentieanalyse vertakkingen vertoont bij organismen, moet er ook een precellulaire periode geweest zijn, waar ditzelfde vertakkingspatroon aanwezig was, gegeven – en dit is belangrijk – dat natuurlijke selectie zich reeds prebiotisch manifesteerde op het niveau van individuele genen.

Probleem is echter dat we tot nog toe geen alternatieven van de genetische code vinden in de natuur. De anorganische en organische voorgangers die mogelijk een pre-RNA-wereld bewoonden, besproken bij de naakte RNA-hypothese, komen slechts in het laboratorium voor, waar wetenschappers deze structuren samenstellen. Bij de beantwoording van de tweede vraag (hoe is het genoom ontstaan) geeft Eigen een reden waarom we geen alternatieven vinden voor het vandaag bestaande genoom, maar daar komen we straks op terug.

Het argument dat het genoom zeer optimaal functioneert wordt door Eigen ook doorgetrokken tot op het niveau van individuele genen en strengen van genen.

“The underlying complexity we encounter at the level of macromolecular organization requires this process to be guided by similar principles of selection and evolution as those which apply to the animated world.” (Eigen, 1977: 547)

Natuurlijke selectie is een proces waarbij de minder aangepaste varianten worden weggeselecteerd door de omgeving, met als gevolg dat enkel de meer adaptieve varianten blijven bestaan en zich kunnen reproduceren. Op deze manier begrepen is natuurlijke selectie een proces dat aan de basis ligt van een steeds toenemende *optimalisatie* van structuren. Het is dit element van natuurlijke selectie dat Eigen wil doortrekken tot op moleculair niveau. Volgens Eigen moet er eveneens een natuurlijk selectieprincipe aan de basis liggen van de optimalisatie van individuele genen en strengen van genen.

“The genes found today cannot have arisen randomly, as it were by the throw of a dice. There must exist a process of optimisation that works towards functional efficiency. Even if there are several routes to optimal efficiency, mere trial and error cannot be one of them. [...] The physical principle that we are looking for should be in a position to explain the complexity typical of the phenomena of life at the level of molecular structures and syntheses. It should show how such complex molecular arrangements are able to form reproducibly in Nature.” (Eigen, 1996: 11)

Verschillend van de neodarwinistische synthese, stelt Eigen daarom dat natuurlijke selectie kan doorgetrokken worden op moleculair niveau, meer bepaald tot op het niveau van het genotype, in plaats van dat het zich enkel voordoet op het niveau van interactie tussen fenotype en omgeving. Daarbij toont hij aan dat als natuurlijke selectie zich voordoet, het zich enkel voordoet op het niveau van *individueen* (voor hem, DNA, RNA, virussen en bacteriën). Het evolutieconcept moet volgens hem volledig herdacht worden, omdat het niet voldoende rekening houdt met het concept *informatie*.

Als we DNA onderzoeken, dan blijkt dat dit een specifieke structuur kent, afhankelijk van de ordening van de nucleotiden. Deze laatste zorgen ervoor dat DNA een geordende structuur heeft, maar de structurele stabiliteit van DNA heeft niets te maken met de informatie die het draagt. Deze informatie kan zowel adaptief als destructief zijn voor een organisme.

“The structural stability of the molecule has no bearing upon the semantic information which it carries, and which is not expressed until the product of translation appears. The selection of ‘informed’ molecules is not based upon structural stability, but upon a kind of order that lies in the selection dynamics of its reproduction.” (Ibid.: 15)

Er moet daarom een principe van orde aan de basis liggen van het ontstaan van informatie. Dit principe moet ook een dynamisch principe zijn: informatie ontstaat uit niet-informatie. Eens informatie is ontstaan, wat een kwalitatieve verandering is, verliest de vorige staat -

waar er geen informatie was - zijn stabiele toestand en wordt onomkeerbaar, onherroepelijk, voor eens en voor altijd vervangen door die nieuwe stabiele toestand: informatie. Het principe aan de basis van deze orde is dan volgens Eigen het darwinistisch principe van selectie.

Natuurlijke selectie verschilt van iets in thermodynamisch equilibrium, waar er een maximum aan entropie (wanorde) is en informatie derhalve niet kan ontstaan. Tot op zekere hoogte kan natuurlijke selectie wel vergeleken worden, volgens Eigen (1996: 13) met iets in chemisch equilibrium, dat gedetermineerd wordt door massa-actie. Een chemisch systeem is gesloten: het kent geen wisselwerking met zijn omgeving. De componenten in dit systeem bereiken onvermijdelijk en reproductief de waarden gedicteerd door de wetten van massa-actie. Zo'n verdeling kan als selectief beschouwd worden, met als basis van selectie de vrije energie die de bestanddelen bezitten. De voorkeur wordt gegeven aan die delen die een lage hoeveelheid vrije energie hebben, maar dit wil niet zeggen dat die delen met een hogere hoeveelheid vrije energie uitsterven: ze komen enkel minder frequent voor. Zolang er een equilibrium is tussen twee componenten, zullen beide voorkomen, met een eindige frequentie.

Eigen (Ibid.: 13-4) stelt dat het darwinistische selectieprincipe betrekking heeft op een soortgelijk probleem. Volgens de klassieke interpretatie gaat het hier om de selectie van een welbepaald genotype, dat het fenotype codeert met de kwalitatieve eigenschap het best aangepast te zijn, wat wil zeggen: nakomelingen produceren met een maximum snelheid. Het genotype verschijnt voor het eerst als een kopie van een reeds bestaande sequentie. Bij het kopiëren ontstaan er onvermijdelijk fouten. Deze fouten zijn dan mutanten die oorsprong zijn van evolutie.

Darwin zelf zag, volgens Eigen, zijn principe van natuurlijke selectie enkel toegepast op de zichtbare wereld van de biologie, hij zag het niet - kon dat toen ook niet - als een abstract principe van orde, dat kan doorgetrokken worden tot de wereld van de fysica en chemie.

“That is how a *physical interpretation* of the Darwinian principle might sound. According to Darwin's principle, *whatever is better adapted spreads out and displaces its less well adapted predecessor*. Thus, complexity, built upon simplicity, has accumulated throughout biological evolution from the first single-celled organisms to human beings. Evolution as a whole is the steady *generation of information* - information that is written down in the genes of living organisms.” (Ibid.: 17, m.c.)

Darwin paste zijn idee toe op die organismen die hij kon zien met het blote oog. Hij keek met andere woorden naar een fenotype, wist niet dat er een genotype was en wist ook niet dat het genotype van die organismen onderling verschilt en ook niet identiek is aan het fenotype dat hij zag. Vandaag weet men beter:

“Today we can apply our knowledge to molecular systems such as genes and the products of their translation. We can also investigate in a much more objective way the physical nature of the Darwinian principle: theoretically, by defining accurately the prerequisites and constraints, and experimentally, by exact control of experimental

conditions. We find that the selection principle is neither a mystical axiom immanent in living matter nor a general tendency observable primarily in living processes. On the contrary, it is - like many of the known physical laws - a clear '*if-then*' principle, that is, a principle according to which defined initial situations lead to deducible behaviour patterns. It is thus analogous to the law of mass action, which regulates the attainment of the quantities of the components in a chemical equilibrium." (Ibid.: 17-8, m.c.)

Selectie en evolutie zijn niet immanent aan materie, het is niet noodzakelijk dat ze zich voordoen. Maar als selectie zich voordoet, dan is het omdat aan een aantal welbepaalde voorwaarden werd voldaan. Het kent een duidelijk *als-dan* principe: gegeven bepaalde omstandigheden, dan zal natuurlijke selectie zich voordoen, zijn deze er niet, dan is er geen selectie.

"Selection contains an element of exact 'if-then' behaviour. It has nothing to do with the tautological interpretation 'best adapted= selected'. 'Selection' could in principle just refer to any kind of preference. But here it means a particular kind of preference, which adheres unerringly to a single scale of values. Selection is based upon self-replication. It distinguishes sharply between competitors, it constructs a broad mutant spectrum on the basis of value, and in this way it organizes and steers the entire, complex system. (Ibid.: 19)

Darwins principe: 'the survival of the fittest' noemen is volgens Eigen geen tautologie en zeggen dat het dit wel is, is gewoon een reductio ad absurdum.

"'Survival' is an empirical fact that can be expressed in relative population numbers and measured experimentally. 'Fittest' is determined by a value function. It is based upon dynamic parameters that are measurable independently of the population numbers. For molecular systems, the connection between these two is accessible not only for exact formulation but also for quantitative measurement. In fact, it is the 'how' of selection, and it is just as little a tautology as is a physical law such as Einstein's energy-mass relation." (Ibid.: 19-20)

Selectie is iets dat zich voordoet onder welbepaalde omstandigheden, wat tot op zekere hoogte kan vergeleken worden met iets in chemisch equilibrium, maar het verschilt er ook van: natuurlijke selectie baseert zich op zelfreproductie. De massa-actie van een chemisch equilibrium resulteert in zekere zin ook in een selectie van de structureel meest stabiele configuratie. Maar dit kent geen selectie tussen replicators, wat eigen is aan systemen die zich ver van een equilibrium bevinden. Iets in chemisch equilibrium kent een hoge structurele stabiliteit, maar juist door die structurele stabiliteit voltrekken de reacties zich zeer traag.

Hier houdt de vergelijking tussen een chemisch equilibrium en selectie dan ook op. De dominante sequentie: de wild type, die dynamisch gestabiliseerd is in een non-equilibrium sterft zeer snel uit als een superieure mutant verschijnt.

Eigen geeft drie voorwaarden waaraan voldaan moet worden opdat natuurlijke selectie in werking treedt.

Eerst moeten er *zelfreplicators* zijn (DNA, RNA, bacteriën en virussen). Deze structuren moeten inherent de mogelijkheid hebben hun eigen synthese te bevorderen (Eigen, 1977: 548). Pas wanneer een systeem in staat is tot zelfreproductie worden het behoud en de doorgeve van informatie verzekerd. Aangenomen dat deze zelfreplicators aanwezig zijn, kunnen ze zichzelf repliceren door het kopiëren van reeds *bestaande* 'individuen' (waarmee hij doelt op de zelfreplicators), *niet* het vormen van nieuwe individuen. Dit zijn die wezens die zichzelf dus klonen: er is geen verschil tussen moeder en dochter en fenotype en genotype zijn identiek. Als een systeem in staat is zichzelf te repliceren, dan betekent dit ook dat het kan propageren in een milieu waar mogelijk minder aangepaste, maar meer talrijke concurrenten aanwezig zijn.

De *tweede* voorwaarde is dat er blunders dienen toegelaten te worden bij dit kopiëren. Dit vormt geen probleem, aangezien het onvermijdelijk is dat er zich fouten voordoen omdat ze onderhevig zijn aan een eindige temperatuur. *Mutanten* kunnen zo ontstaan en deze zijn dan de basis voor verdere evolutie.

De *derde* voorwaarde is dat deze zelfreproductie zich moet voordoen weg van het chemisch equilibrium: hier neutraliseren formatie en verval elkaar, omdat beide processen aan elkaar gerelateerd zijn. De formatie en degeneratie van de zelfreplicators echter moet onafhankelijk van elkaar gebeuren. Dit vereist dat het systeem beschikt over een onafgebroken toevoer van chemische energie, met andere woorden het systeem vereist een *metabolisme*. Verschillend van spontane generationisten die metabolisme begrijpen als de input en output van energie en voedingsstoffen veroorzaakt door proteïnen binnen een cel, definieert Eigen metabolisme meer algemeen als de mogelijkheid van een systeem om vrije energie en materie te gebruiken, vereist voor de formatie en degeneratie van intermediären. Selectie kan pas functioneren als er intermediären gevormd worden. Er mag daarom geen statische stabiliteit zijn: zodra een structuur vanwege zijn voordelige eigenschappen geselecteerd werd, moet deze, door omgevingsfactoren of het ontstaan van een betere structuur, onstabiel kunnen worden. Het systeem, op zijn beurt, van het evenwicht vandaan houden, impliceert dat het de mogelijkheid moet hebben energie en materie op te nemen en af te voeren (Eigen, 1977: 547).

“Systems of matter, in order to be eligible for selective self-organisation, have to inherit physical properties which allow for metabolism, i.e. the turnover of energy-rich reactants to energy-deficient products, and for ('noisy' self-reproduction. These prerequisites are indispensable. Under suitable external conditions they also prove to be sufficient for selective and evolutionary behaviour.” (Eigen, 1977: 547-8)

Als een systeem deze drie voorwaarden bezit, zal natuurlijke selectie zich onvermijdelijk voordoen.

Met deze karakterisering van natuurlijke selectie, begrepen als het principe bij uitstek dat het mogelijk maakt dat informatie kan ontstaan universaliseert Eigen het concept. Niet alleen is informatie niet beperkt tot nucleotiden, elk systeem in staat tot het behoud, accumuleren en het relatief getrouw doorgeven van informatie, is een systeem onderhevig aan natuurlijke selectie.

3.2.4. Optimalisatie van informatie

“Evolution means the optimization of functional efficiency.”

(Eigen, 1996: 22)

Selectie heeft volgens de klassieke interpretatie twee aspecten.

Het *eerste* aspect is dat er een enkele sequentie tussen al de aanwezige mutanten bestaat, die correspondeert met het best aangepaste fenotype: de ‘wild-type’. Deze domineert de populatie. De minder aangepaste mutanten sterven, volgens de klassieke interpretatie, uit. Gesteld wordt dat ze niet samen met de ‘wild type’ kunnen voorkomen en dat derhalve enkel de ‘wild type’ de basis is voor verdere evolutie.

Het *tweede* aspect heeft betrekking op de informatie die geconserveerd wordt in de wild type. Zolang er geen beter aangepaste variant tussen de mutanten ontstaat en deze mutanten eerst willekeurig worden getest, blijft de wild type wat het is. Door eerst de mutanten willekeurig te ‘testen’ vermijdt men een toename van fouten die de informatie in de wild type zou kunnen vernietigen. Men vermijdt zo dus de foutencatastrofe. Alleen als een beter aangepaste mutant verschijnt, neemt deze de rol van de dominante sequentie over.

Het zijn deze twee aspecten waar Eigen (1996: 13-4) het niet mee eens is, het idee dat enkel de wild type basis zou zijn voor verdere selectie en het idee dat betere mutanten eerst willekeurig getest worden, wordt door hem niet aangehangen: hij gaat die twee aspecten corrigeren vanuit het perspectief van zelfreplicators. Bovenstaande toont voor hem enkel aan dat natuurlijke selectie de sleutel is voor het probleem van de optimalisatie van informatie.

Selectie kan zich slechts voordoen, ver van een equilibrium, waar replicators door fouten te maken tijdens het kopiëren, muteren. Selectie is onderhevig aan welbepaalde condities: zelfreplicatie met mutatie ver van iets in equilibrium. Deze voorwaarden worden volgens Eigen (Ibid.: 19-20) ideaal beantwoord bij DNA - en RNA-moleculen, genen, virussen, bacteriën en vegetatief reproducerende organismen, met andere woorden daar waar er een overeenstemming is tussen geno- en fenotype.

Macromoleculaire structuren zoals bijvoorbeeld virussen, DNA en RNA vertonen in een gepaste omgeving gedrag dat we derhalve, volgens Eigen, darwinistisch kunnen noemen en dat formeel kan beschreven worden aan de hand van het concept van de ‘*Quasi-species*’.

Als aan de drie voorwaarden van natuurlijke selectie wordt voldaan, zal een van de replicators de dominante sequentie worden: de wild type. Bij de replicatie van de wild type doen er zich onvermijdelijk fouten voor. De wild type is de sequentie die het meest voorkomt bij de verschillende individuen onderling. Doch, er zijn vele mutanten - afwijkingen van deze dominante sequentie - die, omdat deze eveneens in staat zijn zichzelf te repliceren,

onafhankelijk van de wild type, ook voorkomen in de populatie. Vroeger ging men er impliciet vanuit dat alleen de wild type exact kon gedetermineerd worden, juist omdat deze dominant was. Dit is echter volgens Eigen verkeerd. Rond de wild type kunnen verschillende mutanten bestaan - zonder dat die dus noodzakelijk uitsterven, wat lang voorondersteld werd - en de gemiddelde genomen van deze mutanten kunnen identiek zijn aan de wild type. De wild type kan daarom soms slechts een klein percentage zijn, naast het totaal van mutanten, die voorkomen in een populatie.

“Even for the smallest differences in selection value, the result is an all-or-nothing decision, as long as the competing replicators are unrelated. However, mutants closely related to the dominant replicator will be tolerated, according to their own selection value and the closeness of their kinship. This implies that replicators of (nearly) equal selection value, that are closely related, will share the dominance. This is true irrespective of whether the system is stationary, is growing, or varies in any other way with time.” (Ibid.: 18)

Het geheel van mutaties die zich rond de wild type bevinden, worden de quasi-species genoemd en ook van deze quasi-species kan men een gemiddelde sequentie opmeten.

“A quasi-species is defined as a given distribution of macromolecular species with closely interrelated sequences, dominated by one or several (degenerate) master copies.” (Eigen, 1977: 541)

Het vernieuwende van Eigen ligt hierin dat hij aantoont dat het niet de wild type, maar de mutanten die zich rond de wild type bevinden, de quasi-species, doelwit van evolutie zijn. Onder bepaalde omgevingsfactoren zullen deze mutanten voor een beter aangepaste variant zorgen die de taak van de dominante sequentie overneemt. Dit kwam als een verrassing voor biologen: ze dachten dat alleen de wild type zich aanpaste aan de omgeving, dat hierop geselecteerd werd.

“In this way, the average of all sequences is identical with the individual sequence of the wild type, even if the latter is present in vanishingly small amounts or not at all. Such a distribution we call a *quasi-species*. *It is the target of selection*. The quasi-species, with all its mutant members, is selectively evaluated as a whole as if it were one individual species (whence the term ‘quasi-’, i.e. resembling a species). The result of this theory has now been confirmed by experiment.” (Ibid.: 20, m.c.)

Dat experiment kwam er van Charles Weissman, die individuele mutanten van het Qb virus kloonde. Bij de vergelijking van de twintig verschillende klonen met de wild type, kwam deze geen enkele maal identiek voor. Alle RNA-virussen die tot nu toe onderzocht werden blijken quasi-species te zijn²³.

Selectie van zelfreproducerende systemen introduceert iets nieuw in de fysica: het heeft betrekking op een *waardenfunctie* die gedefinieerd wordt in dynamische parameters. De *selectiewaarde* is een parameter gedefinieerd door de dynamische eigenschappen van het systeem, meer bepaald de *snelheid* en de *kwaliteit* van de replicatie en de *levensduur* van een replicator. Overleven betekent dus niet enkel aangepast zijn aan de omgeving, ook de snelheid, kwaliteit en levensduur zijn belangrijk om de adaptiviteit van een organisme te bepalen. Vandaar dat er geen sprake kan zijn van een tautologie.

Men kan ook kwantitatief de theoretisch voorspelde *relatie tussen het voorkomen van fouten en de kwantiteit van informatie* bepalen. Het antwoord op de vraag hoe informatie kan ontstaan heeft hierop betrekking.

De wild type wordt enkel stabiel geselecteerd, als zij een selectiewaarde heeft die groter is dan de gemiddelde efficiëntie van kopiëren van het geheel van de mutanten. Zolang de incorrecte kopieën de dominante sequentie niet vervangen (wat mogelijk is), moet de snelheid van het voorkomen van fouten lager zijn dan een bepaalde *drempelwaarde*. Deze is afhankelijk van het aantal informatiedragende symbolen in een sequentie. Hoe langer de sequentie, hoe accurater de replicatie van de sequentie van genen moet zijn, want anders is er een accumulatie van fouten die de oorspronkelijke informatie in de volgende generaties doet verloren gaan (de foutencatastrofe).

Deze drempel overschrijden zorgt voor een destabilisatie van de dominante sequentie en het is precies dit wat gebeurt als een selectief voordeliger mutant verschijnt. De dominante sequentie begint fouten te maken met een snelheid die deze waarde niet respecteert en sterft uit, terwijl één van de mutanten in aantal stijgt, een mutant die zich rond deze wild type bevond (Ibid.: 20-1).

Eigen stelt daarom dat evolutie *de optimalisatie van functionele efficiëntie* inhoudt (het motto van dit deel). Wat bedoelt hij hiermee?

De klassieke darwinistische interpretatie van selectie stelt dat selectie onvermijdelijk is. Gegeven een voordelige mutant, dan zal deze stijgen in aantal en de populatie domineren. Enkel in het begin is er een onzekerheid: als hij in niet voldoende aantal voorkomt kan hij terug uitsterven voor hij een positie kon innemen. De mutant zelf is het resultaat van een statistische fluctuatie, het heeft betrekking op pure kans. Elke mutant: voordelig, destructief, neutraal, verschijnt met dezelfde waarschijnlijkheid. Een conclusie die hieruit volgt is dat voordelige mutanten zich slechts zeer zelden ontwikkelen.

Dit is echter volgens Eigen niet het geval. Men kan de distributie van de selectiewaarden voor de mutanten zien als een landschap, met bergen, pieken en dalen. Natuurlijke selectie zorgt ervoor dat de hoogste piek, voordelig of niet, onmiddellijk omringd wordt door een reeks mutanten (de quasi-species), kopieën van deze sequentie. De hoogste piek echter is nog niet optimaal.

Hoe raakt men dan van de ene piek naar een andere? Meer zelfs, hoe ‘weet’ men, zonder dat er iets is dat ‘zegt’ dat er een sprong van de ene naar de andere piek moet gemaakt worden, dat deze voordeliger is?

Volgens de klassieke interpretatie, weet men dit niet, alle mogelijke mutaties moeten uitgetoetst worden via trial and error, om een voordelige mutant te vinden, daarom dat het volgens deze interpretatie zo lang duurt eer een meer voordelige mutatie zich kan ontwikkelen in een populatie (Ibid.: 20-2).

Deze foute vooronderstelling - dat de productie van mutanten volledig willekeurig is - berust volgens Eigen op het feit dat de mutatieprocessen zich niet zichtbaar voltrekken. Een mutant in een populatie wordt pas opgemerkt als deze zijn superioriteit toont in fenotypische eigenschappen die duidelijk verschillen van de wild type.

Daarom, volgens de slogan 'the survival of the fittest', werd enkel de dominante sequentie onderzocht, zij die letterlijk zichtbaar is in een populatie. Derhalve ging men ervan uit dat voordelige, adaptieve mutanten die zeer zelden voorkwamen, een puur willekeurig gebeuren waren. Maar Eigen weet wel beter.

De frequentie waarmee de individuele mutanten voorkomen, is afhankelijk van hun graad van verwantschap met de wild type (Ibid.: 22-24).

Soms is het mogelijk, volgens Eigen, dat een mutant zich even snel als de wild type kan repliceren en het gevolg hiervan is dat de mutant zelf, op zijn beurt, nieuwe mutanten gaat produceren. Vroeger zag men het ontstaan van een superieure mutant als iets puur willekeurigs. Eigen vervangt deze willekeurigheid door determinisme!

De generatie van een superieure mutant wordt volgens Eigen (Ibid.:25) gedetermineerd door de volgende causale keten:

- Mutanten ontstaan toevallig door fouten tijdens het kopiëren van de wild type. Er ontstaat een verdeling van mutanten, de quasi-species, rond de wild type die frequenter verschijnen dan de wild type zelf.
- Selectief voordeel kan slechts verwacht worden voor relatief grote mutatiesprongen. (Deze kunnen niet voorkomen als men aanneemt dat willekeurige statistische fluctuaties de oorzaak is van mutanten.)
- Selectie zorgt ervoor dat de oorspronkelijk waarde vrije distributie overgaat naar geprefereerde staten in de quasi-species verdeling. Functioneel voordelige mutant, waarvan de selectiewaarde die van de wild type benadert, maar eronder blijft, stijgen in aantal.
- Een asymmetrisch spectrum van mutanten bouwt zich op, waarbij mutanten ontstaan, via tussenstappen, die ver verwijderd liggen van de wild type. De populatie van zo'n keten van mutanten wordt beïnvloed door de structuur van het waardelandschap.
- Het waardelandschap bestaat uit geconnecteerde vlaktes, heuvels en bergkammen. Het is in deze laatste bergketens dat de mutant zich verspreiden en langs de richels verschijnen verre verwanten van de wild type met een eindige frequentie.
- Het is in die bergketens dat zich de verdere selectie van de superieure mutant voltrekt. Zodra één van die mutant verschijnt aan de periferie van het mutantspectrum zal het gevestigd geheel instorten. Een nieuw geheel bouwt zich op rond de superieure mutant, die de rol van de wild type overneemt.

- De bezetting van de richels van de waardebergen door efficiënte mutanten stuurt het proces van evolutie systematisch in de richting van steeds hogere pieken. Zo is het niet nodig om blindelings, volgens trial en error, waardeloze sequenties, die zich bevinden in het dal van dergelijke pieken, uit te proberen.

Natuurlijke selectie is dus niet volledig blindelings (geen blinde horlogemaker²⁴), het proces is niet volledig willekeurig, er bestaat integendeel een causale keten voor het ontstaan van een superieure mutant.

Deze keten resulteert dan, volgens Eigen (Ibid.: 25), in een soort massa-actie, waarbij de superieure mutant getest wordt met een hogere waarschijnlijkheid dan inferieure mutanten, zelfs al bevinden deze laatsten zich even ver weg van de wild type. Want zoals gezegd is een mutant niet enkel afhankelijk van de afstand van de wild type, maar ook van de hoeveelheid mutanten die zich rond deze bevinden.

Dit determinisme sluit *contingentie* echter niet uit: de fundamentele mutatiestap is nog steeds *pure willekeur*, er is geen magische of profetische kracht die de ontwikkeling van het mutantenspectrum stuurt. Deze laatste zijn gewoon voorgekomen blunders van de wild type. Er is enkel een “*purely physical ‘weight of numbers’*” dat het proces naar de bergregio’s van het waardelandschap stuurt (Ibid: 25).

Eigen (Ibid.: 27) formuleert aan de hand van de concepten ‘sequentieruimte’ en ‘quasi-species’, kwantitatief de theorie van moleculaire zelforganisatie. Dit is een dynamische theorie: het doet zich voor ver van equilibrium. Er is geen equilibrium, enkel stabiele toestanden, tot er iets in de plaats komt dat efficiënter tewerk gaat. Hij verklaart hoe informatie in de sequenties wordt vastgelegd en dit kan kwantitatief worden uitgedrukt volgens de lengte van de sequentie.

Eigen herformuleert dus het concept evolutie, waardoor hij verschilt van Darwin zelf en van de latere herformulering door populatiegenetici. Dat wat onderhevig is aan selectie is niet meer de wild type, dat kansmutaties willekeurig veroorzaakt, het is het geheel van mutanten, de quasi-species die het object zijn van selectieve evaluatie. De wild type zelf is nog steeds de meest frequent gerepresenteerde individuele sequentie, doch haar aantal kan slechts een miniem deel van de gehele populatie uitmaken. De reden dat de wild type zo makkelijk kan gedetermineerd worden, is dat zij meestal identiek is aan de gemiddelde sequentie van het mutantenspectrum.

“There is an essential difference between the ideas expressed here and the neo-Darwinian idea of an alternation between mutation (= chance) and deterministic selection of the superior mutant (=necessity).” (Ibid.: 27)

In het klassiek neodarwinistische beeld is het systeem verplicht alle, of toch bijna alle, mogelijke sequenties uit te proberen, via trial en error en het kan vastraken op een van de optimalisatiepieken.

Het cruciale verschil, met Eigens theorie, is volgens hem, verbonden aan de structuur van de quasi-species. De quasi-species worden in hun *geheel* geëvalueerd, waardoor deze niet langer enkel van de afstand van de wild type afhankelijk zijn, ze zijn eveneens afhankelijk van hun individuele graden van fitness en hun verdeling in het landschap.

Nieuw hieraan is dat neutrale mutanten, die zichzelf relatief goed kunnen repliceren, niet enkel afhankelijk zijn van hun eigen replicatie, ze zullen eveneens in aantal stijgen door fouten die hun burens maken. Dit kan leiden tot een volledige shift in het populatieaantal van de betrokken partijen.

Normaal gezien is er een afname in aantal, hoe verder men verwijderd is van de wild type, maar dit wordt gemoduleerd: de populatietopografie wordt een vervormd beeld van de waardetopografie. Dit wil zeggen dat hoe meer de fitness van de mutant de fitness van de wild type benadert, hoe meer het gerepresenteerd wordt in de populatie.

De mutantendistributie is asymmetrisch in hoge fitnessregio's. Dit beïnvloedt de willekeurigheid van het ontstaan van nieuwe mutaties en leidt volgens Eigen tot twee consequenties die niet aanwezig zijn in de klassieke interpretatie.

Ten eerste, de meeste mutanten ontstaan in de bergketens van het waardelandschap, dichtbij de wild type. Het systeem zoekt met hoge efficiëntie naar mutanten in die regio's waar superieure mutanten het meest te verwachten zijn. Het negeert kleine pieken.

Ten tweede, doelloos ronddwalen (genetic drift) wordt sterk beperkt, omdat echt neutrale mutanten haast niet bestaan. De selectiebeslissing is niet alleen afhankelijk van het feit of de twee equivalente mutanten dezelfde fitnesswaarden hebben, ze moeten ook identieke buurtcontouren hebben, want de evaluatie is evenveel afhankelijk van de buurt waarin een mutant zich bevindt. Dit echter is hoogst onwaarschijnlijk, waardoor bij quasi-species het concept neutraliteit niet bruikbaar is.

In de klassieke interpretatie bleef de vraag open: hoe sterk twee selectiewaarden mogen verschillen en toch nog equivalent genoemd kunnen worden volgens hun fitness? Eigen (Ibid.: 26-9) beantwoordt ze.

Bij de quasi-species wordt elke sequentie naar waarde geëvalueerd, samen met alle sequenties die hen omringen. Bij de neutraliteitstheorie is het verschijnen van een mutant een unieke, willekeurige gebeurtenis. Quasi-species vereisen eindige en reproductieve verwachtingspatronen voor populatienummers. De drempel van toelaatbare fouten wordt overschreden telkens een superieure mutant verschijnt, de quasi-species destabiliseren, lossen zich op en condensereren op een ander gebied van de sequentieruimte.

Evolutie is daarom volgens Eigen de opeenvolging van fasetransities. Het is *niet* doelloos, *niet* zonder richting, het is tot op zekere hoogte *deterministisch*, omdat superieure mutanten met een zeer hoge waarschijnlijkheid in de bergketens van een waardelandschap voorkomen.

“This directedness of the evolution process is perhaps the clearest expression of the present-day paradigmatic change in the established Darwinian world-picture. Anyone who is accustomed to base his world-view dogmatically upon Darwin, calling himself a Darwinist, will be reluctant to accept this new interpretation. [...] However, our

argument is a physical one, so that two assertions must be logically (in the end mathematically) deducible, and the consequences of a theory must differ from those of other models, with differences that are experimentally testable. [...] [O]ur interpretation says simply: *If* selection results from differing efficiencies of reproduction, *then* this occurs in the sense of the quasi-species model and not in the way envisaged by the classical wild-type model. *If* evolution occurs on the basis of natural selection, *then* it is value-orientated.” (Ibid.: 29)

Eigens model is toepasbaar op RNA- en DNA-moleculen, virussen en bacteriën. Hij begrijpt deze reeds als levend ²⁵, een leven waar natuurlijke selectie een cruciale rol speelt. Eigen merkt op, dat onder bepaalde omstandigheden selectie zelfs kan omslaan in coëxistentie of zelfs coöperatie. Twee of meer replicators kunnen cyclisch aan elkaar gekoppeld worden, zonder dat één van beide de andere gaat domineren. Het resultaat hiervan is een gereguleerde coëxistentie van partners, die dan samen als partners, als een geheel, wedijveren met andere soortgelijke cycli.

Hogere organismen - waarmee Eigen de eukaryoten bedoelt - wisselen genen door recombinatie, er is een selectieve evaluatie die zich afspeelt op het niveau van de cel als geheel: hier is er niet langer een overeenstemming tussen geno- en fenotype, vandaar dat vanaf hier er selectie is op het niveau van de cel in haar geheel. Darwin gebruikte zijn principe op deze manier, hij past het toe op de eukaryoten, zij die hun genetisch materiaal, via seks, recombineren.

Eigen trekt natuurlijke selectie door tot op moleculair niveau. Maar hij benadrukt dat we zijn interpretatie van natuurlijke selectie niet zomaar mogen veralgemenen naar alle organismen die bestaan. Meer zelfs:

“The chief criticism of Darwin’s idea was directed against its supposed claim to explain all of evolution. However, the development of life, from molecular systems to human beings, has passed through many stages of organisation, and, while some of these were Darwinian in nature, many were fundamentally different. Since the preservation of all living systems is based upon reproduction, selection plays a role at all levels. But selection is expressed in many different ways, sometimes as coexistence or even cooperation, and sometimes as competition and the often irreversible weeding-out of some forms of life.” (Ibid.: 29-30)

Met andere woorden het is niet zo omdat we aannemen dat mutanten zich op deze manier voordoen bij individuele replicators dat we ook moeten aannemen dat hetzelfde geldt voor het ontstaan van planten of fungi of dieren. Deze laatste hun genotype stemt immers niet langer overeen met hun fenotype.

3.3. Hoe is het genoom ontstaan ?²⁶

“This code became finally established, not because it was the only alternative, but, rather due to a peculiar ‘once-forever’- selection mechanism [...] a consequence of hypercyclic organization.”

(Eigen, 1977: 542)

Genen gehoorzamen de wet van natuurlijke selectie. Dit omdat, naakt, hun genotype identiek is aan hun fenotype. Natuurlijke selectie is daarom iets dat zich volgens Eigen slechts voordoet op het niveau van genen.

De tweede vraag die Eigen zich stelt is hoe het mogelijk is dat verschillende individueel replicerende genen zich koppelden in een genoom. Hiermee gaat de vraag gepaard hoe de dichotomie tussen genotype en fenotype kon ontstaan, kenmerkend voor een cel.

Ook hier is de belangrijkste uitgangspositie van Eigen dat het genoom zeer optimaal functioneert. Opdat iets optimaal functioneert, moet dit ooit geselecteerd zijn uit een reeks alternatieven. We vinden echter in de natuur geen alternatieven van het genoom (Eigen, 1977: 542). Hoe komt dit ?

Om darwinistisch gedrag op het niveau van genen op gang te brengen moeten de quasi-species een grote interne stabiliteit kennen, zoniet, dan wordt alle informatie aanwezig in een nucleotidesequentie onomkeerbaar gedissocieerd en dit leidt tot de foutencatastrofe. Het gevolg hiervan is dat selectie en evolutie van RNA en/of DNA gelimiteerd zijn door de hoeveelheid informatie die kan gedragen worden door een enkele replicerende eenheid.

“Any mechanism of selective accumulation of information involves an upper limit for the amount of digits to be assembled in a particular order. If this limit is surpassed, the order, i.e. the equivalent of information, will fade away during successive reproductions. Stability of information is equivalent to internal stability of the quasi-species. [...] [I]nternal stability of the quasi-species distribution, more than its ‘struggle for existence’ is the characteristic attribute of Darwinian behaviour.” (Eigen, 1977: 555)

Quasi-species zijn echter beperkt in de hoeveelheid informatie die ze kunnen dragen en accumuleren, wat een mogelijke barrière vormt voor verdere evolutie. Een vertaalsysteem kan daarom enkel ontstaan als verschillende replicatiecycli zich samenvoegen en functioneel aan elkaar gekoppeld worden. Deze organisatievorm noemt Eigen een *hypercyclis* en dit laat toe dat de informatiecapaciteit vergroot (Eigen, 1977: 541).

“Its prerequisite is integration of self-reproductive symbols into self-reproductive units which are able to stabilize themselves against the accumulation of errors.” (Eigen, 1977: 564)

Soms kan men spreken van hyperbolische groei: dit is een situatie waarin het individu dat zichzelf repliceert niet enkel afhankelijk is van zijn eigen capaciteit om zichzelf foutloos te

repliceren, maar het eveneens afhankelijk is van de hoeveelheid waarin soortgelijke individuen voorkomen. Als een reeks superieure mutanten in een te klein aantal voorkomen, ten opzichte van het aantal mutanten dat de populatie domineert, kunnen deze superieure mutanten nooit de wild type elimineren, omdat de wild type te snel groeit. De wild type kan met andere woorden zich zo onverstoord repliceren en dit gaat steeds sneller en sneller, tot uitputting van het milieu.

“The established form has therefore been selected ‘once for all time’. [...] Since a world of limited resources cannot cope with limitless population growth, this situation must lead to a population catastrophe unless a way out is found first.” (Eigen, 1996: 40)

Deze hyperbolische groei is niet iets dat zich wereldwijd voordoet, maar het kan wel voorkomen op het niveau van de moleculaire replicatoren.

Waar het op neerkomt is het volgende: ofwel bleven we in het stadium van individuele replicatoren: mutanten zouden ontstaan, maar dit zou de wild type niet beïnvloeden: genotype en fenotype blijven overeenstemmen; ofwel ontstond er een genoom, waarbij de individuele replicatoren zich gingen samenvoegen en waardoor er wel verandering kon ontstaan: evolutie doet zich van dan af voor op het niveau van de cel, waarbij genotype en fenotype niet langer identiek zijn en er evolutie kan optreden ten gevolge van genetische recombinitie.

Virussen bezitten reeds een verschil in genotype en fenotype en het zijn hypercycli. Als verschillende individuele reproductiecycli zich samenvoegen tot één cyclus, spreekt men van een hypercyclus. RNA-virussen slagen erin de hyperbolische groei te omzeilen. Als een virus een cel penetreert, kopieert het zijn eigen genetisch materiaal in de reeds bestaande cel en het krijgt de cel zo ver dat zij haar eigen RNA (veel groter in aantal) negeert en in tegenstelling het RNA van het virus begint te kopiëren, waardoor het lichaam overspoeld wordt met het virus.

Eigen (1996: 40-2) meent dat hetzelfde proces waarbij virussen zichzelf kopiëren in een cel en deze gaan dirigeren, gezorgd heeft voor het ontstaan van het genoom. Daarbij ontkent hij niet dat hedendaagse virussen uit reeds bestaande cellen zijn ontstaan. Eigen gaat er echter vanuit dat er een precellulaire evolutie heeft plaatsgevonden waar moleculaire replicatie is ontstaan. Virussen zijn voor hem het onderzoeksmateriaal, dat ons kan vertellen hoe de cel er is gekomen en er genetische recombinitie ontstond waarbij geno- en fenotype niet langer overeenstemmen.

“We can see this dichotomy between genotype and phenotype even at the level of a simple object such as a virus. It typifies in many ways the pre-cellular phase of evolution, which has to pass through the phase of molecular replicators before reaching cellular replicators, even though the viruses we know are presumably by-products of a post-cellular evolution.” (Eigen, 1996: 40)

Opdat een genoom zou kunnen ontstaan moet aan drie voorwaarden worden voldaan: *eerst* moeten de genen hun informatie kunnen behouden: ze moeten baas blijven over hun mutanten en derhalve ook competeren met deze mutanten; *twee*, de verschillende genen die zich gaan samenvoegen mogen onderling niet met elkaar in competitie zijn, ze moeten integendeel samenwerken; en *drie*, dit nieuw gevormde geheel moet in competitie zijn met andere zulke gehelen of enkele zelfreplicerende eenheden waardoor dit geheel in staat is te optimaliseren en zich uit te breiden (Eigen, 1977: 541).

“The only known form of organisation that simultaneously fulfils all these conditions is the compartmented hypercycle. This can build up a regulatory system and, by virtue of its inherent feedback, integrate all its genes into a unified whole. The individual genes are preserved as individuals. In this connection, a recent discovery is of particular interest: the catalytic activity of RNA molecules. ‘Ribozymes’ would be ideal components of simple hypercycles, especially if they could catalyse the formation, cleavage, or rearrangement of nucleic acids.” (Eigen, 1996: 43)

Ribozymen zouden er hypothetisch voor kunnen zorgen dat het genetisch apparaat samen met het vertalingsapparaat zich langzaam aan ontwikkelt.

Wat is nu juist een hypercyclus ? Neem aan dat er een sequentie van reacties bestaat waarbij elk product van een reactie (met of zonder de hulp van andere reactanten) verdere transformaties kan ondergaan. Als in zo’n sequentie, elk gevormd product identiek is aan een reactant van de voorgaande stap, dan lijkt het systeem op een reactiecyclus en de cyclus als geheel wordt een *katalysator* genoemd [zie figuur 11 en 12]. In het simpelste geval is zo’n katalysator een *enzym*, dat een substraat omvormt in een product, waarbij cyclisch de materiële intermediären gerestaureerd worden. Het is ook mogelijk dat een systeem bestaat, waarvan de delen van dit systeem op hun beurt eveneens katalysatoren zijn (Eigen, 1977:543).

“[...] [W]e consider a reaction cycle in which at least one, but possibly all the intermediates themselves are catalysts. Notice that those intermediates, being catalysts, now remain individually unchanged during reaction. Each of them is formed from a flux of energy-rich building material using the catalytic help of its preceding intermediate. Such a system, comprising a larger number of intermediates, [...] is hard to encounter in nature. The best known example is the four-member cycle associated with the template-directed replication of an RNA molecule.” (Eigen, 1977: 544)

Deze katalytische cyclus kent een hogere vorm van organisatie omdat elke bouwsteen van de cyclus zelf een katalysator is, die instructies bezit om zichzelf te repliceren. Deze katalytische cyclus noemt men een *autokatalytisch* systeem. (Eigen, 1977: 544).

Een *autokatalytische hypercyclus* is een cyclus die bestaat uit delen die in staat zijn voor hun eigen replicatie te zorgen (autokatalytische delen) en deze delen helpen ook bij de formatie van de volgende bouwsteen (ze katalyseren hun formatie). De reproductie van zo'n geheel is slechts mogelijk als er koppelingen ontstaan tussen de autokatalytische delen (Eigen, 1977: 545). Deze koppelingen komen tot stand door de vertaalproducten van deze autokatalytische delen: de proteïnen.

Concreet: er bestaat een gen (A), deze informatiedrager bezit inherent de informatie om zichzelf te repliceren (herinneren we ons de Watson-Crick basenparen) en het bezit eveneens de informatie om een proteïne-enzym (a) te vormen. Dit enzym (a), het product van A katalyseert de replicatie van infodrager B en dus ook deze zijn product b. Als b op zijn beurt A helpt katalyseren vormt zich een gesloten cyclus, een hypercyclus.

“The coupling among the self-replicating cycles have to form a superimposed cycle, only then the total system resembles a hypercycle.” (Eigen, 1977: 545)

Daarom dat een genoom pas kan ontstaan eens er zich (1) (hypothetisch) *zelf*replicerende genen voordoen, wat tot nog toe slechts een aanname is en (2) deze hun producten (proteïnen) reeds vertaald worden. In zijn vroeger werk stelt Eigen dat deze koppelingen ideaal tot stand worden gebracht door proteïnen, die enerzijds zelf het vertaalproduct zijn van de replicerende eenheden en anderzijds de replicatie van het volgende deel helpen katalyseren. In zijn later werk, stelt Eigen dat ribozymen hypothetisch deze functionele koppeling kunnen vervullen.

Hypercycli zorgen voor een hyperbolische groei in tegenstelling tot een exponentiële groei aanwezig bij gewone replicators. Hypercycli, zorgen voor een kwalitatieve verandering in organisatie: ze zorgen voor een cyclisch koppelen van individuele replicatiecycli. Cruciaal is dat de koppeling cyclisch gesloten is, waardoor de feedbacklus betrekking heeft op alle leden.

De deelnemende cycli van een hypercyclus voldoen aan het selectiecriteria van de quasi-species: ze kunnen zichzelf in standhouden en relatief foutloos kopiëren. Door de cyclische koppeling is er een *coöperatie* in plaats van competitie. Het aantal deelnemers bereikt stabiele waarden: als een deelnemer een voordeligere toestand bereikt, wordt deze toestand doorgegeven aan alle leden van de cyclus (Ibid.: 108-10).

“The entire hypercycle participates, as a single unit, in the selection competition. Here the selection is much sharper than in the case of simple template-instructed replication, because of the quadratic rate law governing the growth of hypercycles. The result is a ‘once and for all’ decision; a system that has been selected can be improved, expanded, or rationalized, but it cannot easily be displaced by an alternative, competing system. This behaviour can no longer be called selection in the Darwinian sense.” (Ibid.: 110)

Natuurlijke selectie doet zich immers slechts voor onder de vorm van een als ... dan principe, waarbij de wild type volledig vervangen wordt door quasi-species. Een *eens-en-voor-altijd*

principe kan zich *niet* optimaliseren, wat wel het geval is bij natuurlijke selectie, natuurlijke selectie is gericht op optimalisatie. Een hypercyclus, eenmaal gevormd kan groeien, maar zo'n systeem zelf is moeilijk te vernietigen of te vervangen door een ander systeem. De hypercyclus zelf is daarom *geen* object van selectie, het laat intern geen competitie toe, waardoor het ook niet als geheel kan optimaliseren. Dit kan leiden tot de vernietiging van de hypercyclus.

“A hypercycle can perform coupling, functional integration and growth regulation, but it cannot maximize the functional efficiency of its members and is therefore perpetually in danger of degeneration.” (Ibid.: 111)

Hoewel zo'n proces van formatie van een hypercyclus moeilijk op gang komt, eens het zich vormt kan het haast niet vernietigd worden. Deze eens-en-voor-altijd, onomkeerbare beslissing heeft volgens Eigen gezorgd voor het ontstaan van de genetische code en het vertalingsapparaat, die beide universeel voorkomen in alle levende organismen. Hypercycli deden daarbij de kwantiteit van informatie toenemen in aantal en de dichotomie tussen genen en fenotype ontstond onvermijdelijk.

Op dit ogenblik pas, wordt de ontwikkeling van de cel in Eigens theorie noodzakelijk. Het genotype en het fenotype die ontstaan moeten in elkaars buurt blijven: ze moeten samengevoegd worden in een compartiment. Alleen als dit het geval is, kan het genotype een invloed uitoefenen op zijn eigen fenotype: anders is er de mogelijkheid dat het genotype een invloed heeft op fenotypen van anderen, waarmee het in competitie is (want hoewel een hypercyclus intern geen competitie toelaat kan het als hypercyclus wel competeren met andere dergelijke gehelen).

Daarom spreekt Eigen (Ibid.: 109-13) van *gecompartimenteerde hypercycli*: integratie is ook mogelijk door het vormen van compartimenten. Een compartiment kan van alles zijn, ook Oparins vetoogjes of proteïnoïde microsferen. Punt is dat in deze compartimenten selectie veel groter is dan de selectie die plaatsvindt op het niveau van de replicators op zich. Hier spreekt Eigen van een '*either-or*' selectie: de dominante: de sterkste quasi-species worden doorgegeven aan de volgende generatie, al de rest wordt vernietigd.

De fase waarin een cel met een genoom ontstond, kwam er door een hypercyclisch georganiseerd compartiment.

“In a compartment containing competing species, the law of the jungle applies: the stronger a component is, the more it profits. In contrast, the components of a hypercycle in a compartment automatically adopt a balanced distribution, since the weaker partners profit from the stronger ones, which give more than they take.” (Eigen, 1996:113)

De reden dat we geen alternatieven van het genoom vinden is volgens Eigen (1977: 546) het gevolg van de 'once-forever selectie', van de hypercyclus. De hypercyclus zelf heeft geen

alternatief, maar wel een voorganger die zich optimaliseerde en evolueerde door natuurlijke selectie en mutatie: de quasi-species.

“This kind of organisation can emerge from a single quasi-species distribution, as soon as means of reaction coupling develop. The prerequisites for coexistence of precursors can be met generally only by closely related mutants. Thus the emergence of hypercycles requires the pre-existence of a molecular Darwinian system, but it will then lead to quite new consequences.” (Eigen, 1978: 356)

Op die manier kunnen de replicators die deel uitmaken van een gecompartmenteerde hypercyclus, verschillende functies in zich dragen als informatie, terwijl ze allemaal deel uitmaken van dezelfde quasi-species. Zodra genotype en fenotype met elkaar verbonden raken is dit normatief voor alle mutanten. Op deze manier krijgt men een gesloten geheel, dat hyperbolisch kan groeien zonder dat het zichzelf vernietigt en omwille van zijn stabiele toestand ook niet makkelijk vernietigbaar is door externe elementen. Zo kan de DNA-molecule ontstaan zijn: het genoom dat zich binnen een cel in een celkern bevindt (Eigen, 1996: 112-14).

Hypercycli op zich kennen geen selectie, zij zorgen voor coöperatie en stabiliteit. Binnen een hypercyclus wordt geen competitie getolereerd. Compartimenten selecteren definitief volgens de wet van de sterkste: of de een of de ander, de twee samen gaat niet. Dit verschilt van de selectie bij quasi-species, omdat het hier mogelijk is dat een minder adaptieve mutant kan verkozen worden boven de wild type, afhankelijk van de fitness van de mutanten.

Gecompartmenteerde hypercycli selecteren eens en voor altijd, een onomkeerbare verandering speelt zich af, waardoor het geheel een hoger georganiseerd niveau bereikt: hier is er een overgang van protogenen naar een cel met in zich een afgezonderd genoom dat het verschil tussen genotype en fenotype mogelijk maakt en de complexiteit voorgoed brengt op het niveau van de eukaryotische cel.

Met andere woorden: vanaf hier is het de recombinatie van genen, waarop geselecteerd wordt, afkomstig van adaptieve verschillen in het fenotype, waardoor het niveau van selectie zich definitief en onherroepelijk afspeelt op het niveau van de cel. Het was slechts deze selectie die Darwin bedoelde.

“The age of ‘once-and-for-all’ decisions, which led to the establishment of a universal code and to general biochemical mechanisms, is long gone. Yet, as efficient as the molecular machinery of the first microorganisms became, its size made them correspondingly inflexible in their ability to evolve further. One reason for this was the high accuracy of genetic replication that they attained; another was the fact that changes could only be passed ‘vertically’ down lines of descent.” (Eigen, 1996: 115)

Verticale doorgave van genetisch materiaal²⁷, door de samenvoeging van cellen, maakte het mogelijk dat er terug variatie ontstond.

3.4. Het evolutieconcept van de naakte RNA-hypothese

De vraag die dan gesteld moet worden is in hoeverre we Eigen kunnen toevoegen aan ons reeds vertelde verhaal van de spontane generationisten. Bij de spontane generationisten bespraken we reeds vijf thesen die afwijken van het neodarwinistische paradigma. Met Eigen kunnen we hieraan nog eens vier thesen toevoegen.

3.4.1. Zesde these

Als evolutie zich voordoet onder de vorm van natuurlijke selectie, dan doet het zich enkel en alleen op het niveau van individuele replicatoren voor, mits aan een aantal welbepaalde voorwaarden werd voldaan

Eigen trekt Darwins selectieprincipe door op moleculair niveau en zodra hij dit gedaan heeft concludeert hij, aangetoond in het laatste citaat van het vorige deel van de tekst, dat dit selectieprincipe *enkel* hier op dit moleculair niveau van toepassing is. Het niveau waar Eigen spreekt over *individuen* (RNA, DNA, virussen, bacteriën, ...), geen multi-organismen, maar enkelingen, die zichzelf repliceren: klonen. Deze hun fenotype is hun genotype. Wij en alle andere eukaryotische organismen, ons fenotype is geen exacte afdruk van ons genotype. Dit omdat wij de voortplanting kennen: we recombineren ons genetisch materiaal door seks, waardoor er een shift plaatsgrijpt naar het niveau van de cel in haar geheel, dat een genoom bezit. Prokaryotische individuen bezitten wel genetisch materiaal, maar dit is niet georganiseerd in een genoom.

Veralgemeningen van het selectieprincipe volgens Eigens interpretatie, naar ons en de rest van de multi-organismen, is daarom overhaast en gevaarlijk. Evolutie onder de vorm van natuurlijke selectie is een *fysische wet* die zich voordoet onder welbepaalde omstandigheden. Er zijn *drie voorwaarden* waaraan voldaan moet worden: zelfrePLICATIE van individuen, fouten tijdens deze replicatie die zorgen voor mutanten en metabolisme. Deze voorwaarden zijn noodzakelijk en ook voldoende om natuurlijke selectie op gang te brengen.

Hieruit kunnen we twee conclusies afleiden: (1) evolutie, onder de vorm van natuurlijke selectie doet zich pas voor bij het ontstaan van replicators. Meer zelfs, (2) het is hier en hier alleen dat natuurlijke selectie optimaal kan werken, wat niet te veralgemenen is naar ons en de rest van de eukaryotische organismen.

Uit de eerste conclusie kunnen we afleiden dat Eigens theorie niet in tegenspraak is met de theorie van de spontane generationisten wat betreft de oorsprong van natuurlijke selectie. Eigen (1996: 31) ontkent namelijk niet dat proteïnen er eerst waren.

“The first question to tackle is that of which came first, the proteins or the nucleic acids – a modern version of the Scholastics’ chicken-and-egg riddle. There is no doubt that proteins, which are more easily formed, were the first on the scene.”

Hij stelt echter dat deze proteïnen pas een significante rol kunnen spelen zodra ze deel uitmaken van het vertaalsysteem en als derhalve genen en het vertaalapparaat reeds ontwikkeld zijn. Wat betreft de chemische evolutie van proteïnen en proteïnecellen kan men niet spreken over evolutie onder de vorm van natuurlijke selectie, omdat deze laatste zich slechts voordoet eens er zelfreplicators zijn (de eerste voorwaarde).

Zijn definitie van leven als *informatie* en informatie als de specifieke sequentie van nucleotidebasen verbiedt hem deze chemische evolutie van cellen en proteïnen als levend te benoemen.

De spontane generationisten echter - die leven definiëren als de mogelijkheid te metaboliseren (energie opnemen, verwerken en afvoeren) - stellen dat proteïnen en oercellen aan deze voorwaarden voldoen en derhalve als levend benoemd kunnen worden. Genen maken niet noodzakelijk deel uit van hun definitie van leven. Belangrijk is echter dat deze proteïneachtige oercellen selectiviteit vertonen, ten gevolge van interne selectieprocessen. Deze interne selectieprocessen zijn het gevolg van interne *zelforganisatie*, waarbij eveneens een informatieconcept gebruikt kan worden, verschillend van Eigens' definiëring van informatie.

Wanneer we Eigen aan ons verhaal toevoegen, is er daarom nog steeds ruimte voor Dyson's eerste oorsprong, alleen kan men hier niet zeggen dat deze oorsprong onderhevig was aan natuurlijke selectie, wat Dyson ook niet doet. Hier was er een grote tolerantie van fouten. Selectie onder de vorm van natuurlijke selectie heeft dit niet. Als er zich teveel fouten voordoen bij de replicatie van genetisch materiaal, dan doet zich de *foutencatastrofe* voor: nog voor de individuele replicators zich konden prolifereren vernietigen ze zichzelf en de informatie die ze dragen. Bij het proteïneleven werd de nadruk gelegd op de *homeostase* van een systeem dat met veel meer fouten kan functioneren dan dat een genetisch apparaat dit kan. Selectie, speelt zich volgens Eigen af, *ver van iets in equilibrium*. De foutentolerantie van het eerste leven kan volgens Dyson begrepen worden aan de hand van de neutrale evolutietheorie, terwijl deze theorie niet bruikbaar is voor de karakterisering van het gedrag van de quasi-species of genen in het algemeen, waar natuurlijke selectie het selectieproces stuurt. Een punt ook gemaakt door Eigen. Deze theorieën zijn daarom niet zozeer in tegenspraak, dan wel complementair aan elkaar. Beide beschrijven ze twee opeenvolgende maar verschillende stadia in de evolutie van leven. En dit is de reden waarom Dyson spreekt van een dubbele oorsprong en de eerste these stelde dat we twee perspectieven hebben van waaruit we de oorsprong van leven moeten vatten.

De metabolische evolutie die de replicatieve voorafging kan men niet karakteriseren als evolutie onder de vorm van natuurlijke selectie, omdat voor de spontane generationisten, natuurlijke selectie zich slechts afspeelt op het niveau van de functies (het fenotype). Bij Eigen is er sprake van natuurlijke selectie op het niveau van de informatiedragende nucleotidebasen. Beide echter stellen dat natuurlijke selectie zich niet afspeelt tussen proteïnecellen.

Het cruciale verschil tussen beide ligt er echter in dat, bij spontane generationisten, door de grote foutentolerantie van het metabolische leven niet elk element een cruciale rol vervult in het evolutieproces. De meerderheid van moleculen moet enkel voldoende groot zijn,

waardoor de waarschijnlijkheid van interacties vergroot. Bij Eigen, door de grote intolerantie van fouten en de grote gevolgen die mutaties met zich meebrengen, zoals bijvoorbeeld de mogelijke vernietiging van de wild type ten gevolge van de quasi-species, kent elk gen wel een cruciale functie.

Belangrijk is echter dat zowel voor Eigen als de spontane generationisten natuurlijke selectie zich pas voordoet op het niveau van individuen die zich repliceren. Spontane generationisten begrijpen daarbij naakte genen niet als levend. We zagen reeds dat Eigen individuele genen impliciet als levend definieert, naast de expliciete definiëring van RNA, DNA, virussen en bacteriën als levende individuen. Samen met hun mutabiliteit en met hun metabolisme kunnen ze natuurlijke selectie doen ontstaan.

Uit de tweede conclusie kunnen we afleiden dat natuurlijke selectie zich *enkel en alleen* voordoet op het niveau van deze individuen. Enkel hier wordt optimaal aan de voorwaarden voldaan. Natuurlijke selectie kan zich niet voordoen bij de moleculaire evolutie, omdat er nog geen replicators zijn (wat niet uitsluit dat er andere vormen van selectie in deze fase aanwezig zijn) en het kan zich ook niet voordoen bij eukaryoten, omdat de genen gegroepeerd worden in een genoom en er sprake is van genetische recombinatie op het niveau van de cel.

Deze these sluit daarom aan bij de derde these: *evolutie verschilt van natuurlijke selectie*. Natuurlijke selectie is slechts één vorm van evolutie. Met Eigen kunnen we daarom de kritiek dat natuurlijke selectie alle evolutieprocessen verklaart en derhalve niets verklaart, verwerpen. We herhalen even zijn citaat omtrent deze kwestie:

“The chief criticism of Darwin’s idea was directed against its supposed claim to explain all of evolution. However, the development of life, from molecular systems to human beings, has passed through many stages of organisation, and, while some of these were Darwinian in nature, many were fundamentally different. Since the preservation of all living systems is based upon reproduction, selection plays a role at all levels. But selection is expressed in many different ways, sometimes as coexistence or even cooperation, and sometimes as competition and the often irreversible weeding-out of some forms of life.” (Ibid.: 29-30)

Tot op zekere hoogte sluit deze these eveneens aan bij de tweede: *de oorsprong van leven verschilt van de verdere evolutie van leven*. De oorsprong van leven wordt door spontane generationisten, in lijn met hun definitie van leven, gekarakteriseerd door zelforganisatie en homeostase, gevolgd door de ontwikkeling van natuurlijke selectie ten gevolge van het ontstaan van genetisch materiaal. De oorsprong van leven bij Eigen wordt, in lijn met zijn definitie van leven gekarakteriseerd als de oorsprong van naakte genetische informatie, waar natuurlijke selectie optimaal kan functioneren en enkel hier kan functioneren, want het proces is niet te veralgemenen naar de eukaryotische organismen. Hoewel verschillend, zijn beide theoretici het er over eens dat de oorsprong verschilt van de verdere evolutie die leven ondergaat.

Dit is een belangrijk punt omdat beide kampen hiermee impliciet aantonen dat het *principe van uniformiteit* (wat vandaag het geval is, was ook vroeger het geval), vaak gehanteerd binnen de biologie, niet langer verdedigbaar is.

3.4.2. Zevende these

Evolutie is niet inherent aan een systeem

De vraag ontstaat echter of Eigens theorie in tegenspraak is met de vierde these, die stelt dat *(a) leven niet gericht is op adaptatie en (b) natuurlijke selectie niet zozeer zorgt voor adaptatie, dan wel voor zelfbehoud.*

Eigen karakteriseert natuurlijke selectie als een proces gericht op *optimalisatie van functionele efficiëntie*. Vrij vertaald betekent dit dat er een tendens kan waargenomen worden waarbij leven zich meer en meer *adapteert*, (optimaliseert, in Eigens terminologie). Deze adaptatie kan niet begrepen worden als een aanpassing aan de omgeving, maar een optimalisatie van de *informatie* die genen dragen, informatie op zijn beurt belangrijk om te kunnen overleven.

Dit overleven mag niet begrepen worden als een overleven in een omgeving, maar als een overleven in de zin van de mogelijkheid hebben om zichzelf en de informatie die het naakte gen draagt te behouden en zichzelf en de informatie die het draagt te repliceren. Het zijn in Eigens verhaal namelijk naakte zelfreplicerende individuen, die juist door hun stabiele organisatie, de mogelijkheid hebben zichzelf te behouden en indien er voldoende elementen in de omgeving aanwezig zijn, zichzelf te repliceren, die de hoofdrol spelen. Men kan pas spreken van selectie op het niveau van de omgeving wanneer er een verschil is tussen genen en fenotype en een vertaalapparaat ontwikkeld werd (de klassieke interpretatie van natuurlijke selectie), wat in deze fase nog niet gebeurde volgens Eigen.

Zowel het zelfbehoud als de zelfreproductie (wat leidt tot een identieke kloon) van een individu, bepalen of dat individu kan overleven. De wild type is echter pas in staat aan deze twee voorwaarden te voldoen, als ze geen mutaties ondergaat, want de quasi-species die in dit geval zouden ontstaan, kunnen de wild type mogelijk vernietigen. Dit impliceert, dat gegeven de wild type optimaal zou functioneren, ze niet vernietigd kan worden door haar mutanten. Deze ‘utopische’ toestand is nooit bereikt, omdat mutaties zich onvermijdelijk voordoen. Toch is er volgens Eigen een tendens naar deze onbereikbare toestand, ten gevolge van de werking van natuurlijke selectie. Natuurlijke selectie is immers volgens Eigens theorie een gedetermineerd proces dat met grotere waarschijnlijkheid, meer adaptieve mutanten zal prefereren boven de wild type. Deze meer adaptieve mutanten die uiteindelijk meer voorkomen dan de wild type en ze derhalve vernietigen, bezitten een grotere mogelijkheid dan de wild type om zichzelf te behouden en te repliceren en dus bezitten ze meer informatie, anders zouden ze onmogelijk de wild type kunnen vernietigen, omdat natuurlijke selectie dit niet zou toelaten. Op deze manier is er een toename in functionele efficiëntie en optimalisatie.

Het ambigue aan het hele proces is daarbij dat als er een richting waar te nemen is, de wild type zelf niet gericht is op adaptatie of optimalisatie, maar op *zelfbehoud*. Er kan immers

slechts sprake zijn van adaptatie of optimalisatie van een systeem, zodra de wild type vernietigd wordt. Haar toevallig ontstane mutanten, die eveneens de mogelijkheid bezitten zichzelf te behouden en te repliceren, los van de wild type, kunnen, als zij meer optimaal zijn dan de wild type, de wild type vernietigen en dus het systeem optimaliseren. De dominante sequentie van de quasi-species wordt dan de nieuwe wild type. Daarbij kan men eveneens niet zeggen dat deze laatste gericht is op optimalisatie, want dan zou dit op zijn beurt impliceren dat deze vervangen wordt door één van zijn mutanten en de nieuwe wild type dus niet langer in staat is zichzelf als de beste sequentie te behouden en te repliceren. Natuurlijke selectie is daarbij het proces dat zorgt voor zowel de optimalisatie van de eerste wild type als de vernietiging van deze door de tweede wild type. Beide dominante sequenties echter zijn gericht op zelfbehoud.

Hier vinden we dan ook de reden waarom vaak gesteld wordt dat natuurlijke selectie vooruitziend is, omdat het de mogelijkheid biedt dat een systeem optimaliseert. Het bestaande leven echter, de dominante sequentie, is niet gericht op adaptatie, noch zijn haar mutanten dat. Beide zoeken ze slechts zichzelf te behouden. Als een mutant echter, meer optimaal blijkt te zijn dan de wild type waar het oorspronkelijk van voortkwam, dan zal deze de wild type vervangen en zelf de wild type worden. Een mutant kan daarom een toekomstige wild type zijn en het zal natuurlijke selectie zijn die daarbij helpt, ook al was het diezelfde natuurlijke selectie die zorgde voor de selectie van de eerste wild type.

Hierbij moet opgemerkt worden dat hier geldt dat optimalisatie van een systeem steeds moeilijker wordt: het zal steeds moeilijker worden de wild type te verwerpen, omdat deze steeds meer optimaal zal functioneren en de mutant die mogelijk de wild type zal vervangen, ook steeds betere fitnesswaarden moet hebben dan de wild type.

Daarom dat ook hier uiteindelijk natuurlijke selectie op lange termijn meer zorgt voor de mogelijkheid tot zelfbehoud dan voor de mogelijkheid van een systeem tot optimalisatie. Op dit punt komen we bij de beantwoording van de tweede vraag terug. Genen die deel uitmaken van een genoom kunnen zich *niet* meer optimaliseren.

Bovenstaande brengt ons daarom eveneens terug tot de vijfde these: *leven is conservatief*: het zoekt zichzelf steeds beter te behouden. Bestaand leven wordt daarbij vervangen door leven dat beter in staat is weerstand te bieden aan toevallige, mogelijk betere mutanten.

Wat tot nog toe gezegd is, is daarom niet in tegenspraak met de vierde these. Een antropomorfe metafoor waarmee we dit proces kunnen vertellen op een andere manier, maakt ons dit duidelijk. Hoewel we hieruit totaal geen gevolgtrekkingen willen halen toepasbaar in de politiek - dat zou té simplistisch zijn - kunnen we de wild type karakteriseren als het prototype van een conservatief en de quasi-species als anarchistische revolutionairen.

We zeiden reeds dat genen stoïcijnen zijn, die conservatief zo goed mogelijk willen doen wat ze kunnen, in tegenstelling tot het meer frivole, epicuristische metabolische leven. Wat die stoïcijnse genen het best kunnen doen, is zichzelf behouden en mits er voldoende elementen aanwezig zijn in hun omgeving zichzelf repliceren en dit het liefst zo identiek mogelijk. Daarbij zijn ze conservatief: ze zijn *niet* de oorzaak van (r)evolutie. Zij kopiëren zichzelf, maar blunderen hierbij, tegen wil en dank, geregeld. Die blunders worden

vervolgens anarchisten. Ze groeperen zich in quasi-species. Ze tikken, samen, de conservatieven voortdurend op de vingers, meer zelfs: ze omsingelen (letterlijk) het slapend, niets vermoedend systeem (de wild type) en zorgen voor heel wat commotie dat de conservatieven doet daveren op hun grondvesten, tot het systeem als een kaartenhuisje ineens stort. De anarchisten worden revolutionairen, die zelf hun eigen orde gaan vestigen en terwijl ze dit doen, worden ze (van in het begin in hart en nieren ook vrij stoïcijns wat betreft hun kunnen) zelf conservatief: sommige mutanten: zij die inferieur zijn ten opzichte van hen, worden buiten gehouden. Revolutionairen ontnemen het gevestigde zijn macht, maar daarna worden ze conservatief. Een toestand van permanente (r)evolutie is daarbij in biologenland niet mogelijk, want dan wordt vanwege de foutencatastrofe, alles vernietigd (wat niet te veralgemenen is naar ons en de rest van eukaryotische organismen, gegeven dat natuurlijke selectie zich enkel en alleen bij naakte genen, virussen en bacteriën voordoet). Een toestand van permanente (r)evolutie is niet mogelijk: óf het systeem vernietigt zichzelf, óf het wordt conservatief en verroest. Als het verroest zal men van hen geen verandering meer moeten verwachten, maar wel van de toevallige blunders, waarbij sommige leden het beter weten dan de wild type. Er ontstaan terug anarchisten en ... alles herhaalt zich.

Vergelijken we dit even met de klassieke neodarwinistische interpretatie van natuurlijke selectie. Deze stelt, verschillend van Eigen, dat het de wild type is die het object van natuurlijke selectie is in plaats van de quasi-species. De wild type echter, is zoals we gezien hebben, conservatief en van conservatieven moet men niets nieuws verwachten. In ons verhaal geïncorporeerd zeggen de klassieke darwinisten ongeveer het volgende: ‘Conservatieven zorgen voor revolutie en ze doen dit omdat ze egoïstisch zijn. Conservatieven vernietigen zichzelf, opdat revolutionairen zich zouden kunnen ontwikkelen en hun plaats zouden kunnen innemen, omdat ze egoïstisch zijn’. Deze stelling stemt duidelijk niet overeen met het prototype beeld dat we ons vormen van revolutionairen en conservatieven. Intuïtief zouden we opmerken dat conservatieven, anarchisten op een brandstapel zwieren, of onder een guillotine, of in een gevangenis, ze vernietigen liever dat wat anders is, in plaats van zelf te veranderen.

Even tussendoor, dergelijke processen zijn reeds waargenomen. Lynn Margulis, onze volgende auteur, beschrijft een proces waarbij genen aanwezig in een cel, al het vreemde, hen omringende, genetische materiaal vernietigen.

“I also reviewed the ‘kappa-killer’ inheritance pattern of the ciliate *Paramecium*. This beautiful researched phenomenon was described by Tracy Sonneborn, who saw that some paramecia were born to kill others who were genetically distinct.” (Margulis, 1999: 36)

Dus dat conservatieven graag het roer in handen geven van revolutionairen, kunnen we wel vergeten. Conservatieven willen geen verandering en zorgen ook niet voor verandering. Daarom ook dat Eigen het concept natuurlijke selectie verbetert ten opzichte van de klassieke interpretatie. We krijgen twee perspectieven: enerzijds hebben we het perspectief van de wild

type, dat gericht is op zelfbehoud, anderzijds, dat van de quasi-species, die eveneens gericht zijn op zelfbehoud en daarbij, wanneer hun fitnesswaarden die van de wild type overstijgt en ze dus meer optimaal functioneren, mogelijk de wild type kunnen vervangen.

Egoïsme van genen heeft hier niets mee te maken. Genen zijn conservatief: ze willen bestaan zoals ze bestaan, meer is het niet. Af en toe zullen ze echter onvermijdelijk mutaties ondergaan, die niet zozeer een egoïstische daad zijn, dan wel een blunder. Eén van die blunders kan dan van buiten uit, uit de omgeving, de wild type vernietigen omdat deze mutaties het object zijn van selectie. Uiteindelijk ligt de oorzaak van een betere mutant bij de wild type zelf, omdat het een mutant is van de wild type. Maar eens deze mutant bestaat heeft de wild type geen controle meer over die mutant. Zeggen dat het egoïsme van de wild type ervoor zorgt dat er adaptatie of optimalisatie plaatsvindt, is zeggen dat de wild type hier zelf over beslist, dat ze een keuze heeft en dat deze keuze een zelfzuchtige is. De wild type echter heeft geen keuze, maar wordt gemotiveerd, zelfs genoodzaakt plaats te ruimen. Een motivatie die er komt van buitenaf. Eigen (1996: 39, m.c.):

“[A] self-organising system also needs, so to speak, to be ‘motivated’ to develop itself. Ultimately, it has *no* choice but to adapt itself to the given environmental conditions, for the creation of which it itself is partly responsible.”

De wild type heeft geen keuze, ze krijgt af te rekenen met de quasi-species waar zij deels zelf – als ze een wil zou hebben – ‘ongewild’ voor verantwoordelijk is. Als er al ruimte is voor egoïsme, dan is dit een egoïsme dat verschilt van de klassieke interpretatie. Men kan namelijk stellen dat conservatieven egoïstisch zijn in hun conservatisme, zoals bijvoorbeeld de kappa-killer. Zowel de wild type als de quasi-species willen zichzelf zo conservatief mogelijk behouden en identiek repliceren. Dat wat onderhevig is aan mogelijke verandering laat zich niet makkelijk doden, omdat het streeft naar zelfbehoud. Ontstane mutaties zijn een fout, een mislukking van het systeem dat zichzelf wil behouden.

En zo komen we tot de zevende these: als er verandering optreedt binnen een bepaald systeem, dan is dat omdat het systeem *van buiten uit* tot die verandering genoodzaakt wordt. Evolutie wordt van buitenaf opgelegd, *evolutie is niet inherent aan leven*, evolutie komt van buiten, uit de omgeving.

Net zoals *evolutie* en *natuurlijke selectie* van elkaar verschillen (omdat evolutie zich op vele manieren kan voordoen) zo ook verschilt *leven* van *evolutie*. Leven is niet iets dat inherent een eigenschap, tendens of element draagt om te evolueren, wat evolutie onvermijdelijk of noodzakelijk zou maken. Evolutie en leven verschillen totaal van elkaar, ze werden in het verleden te vaak over dezelfde kam geschoren.

Leven wil zichzelf stabiliseren, op de manier dat het er is. Het zijn dingen van buitenaf die evolutie doen ontstaan. Bestaand leven is gericht op zelfbehoud, het is conservatief en zorgt voor niets nieuws. De wild type functioneert op zich. Evolutie zorgt wel voor het ontstaan van nieuwe elementen, maar dit komt van *buitenaf*: de toevallig ontstane mutanten van de wild type, maken niet langer deel uit van de wild type. Zodra er zich quasi-species vormen, heeft de wild type geen controle op deze hun gedrag en vormen ze twee aparte

systemen. Evolutie onder de vorm van natuurlijke selectie is daarom niet inherent aan leven maar doet zich slechts onder welbepaalde omstandigheden voor.

Daarom vervangt Eigen de klassieke interpretatie die stelde dat natuurlijke selectie een totaal stochastisch proces is, door een welbepaalde gedetermineerde keten van evenementen. Dit determinisme echter laat nog voldoende ruimte voor contingentie, juist omdat de wild type niet 'egoïstisch' controle kan uitoefenen op haar mutanten. Mutaties zijn foute kopieën van de wild type, maar zodra deze toevallig ontstaan, heeft de wild type geen macht over die mutanten, ze kan de mutanten hun gedrag niet determineren.

Wat is contingentie ? Laten we even, in lijn met onze metafoor en zonder politieke bijbedoelingen, ten rade gaan bij de politieke denker Hannah Arendt:

“In *The Human Condition* heeft Arendt de kenmerken van die actie gepreciseerd: zij is *broos en onbeduidend*, indien zij geen instellingen doen ontstaan of door de kunst (poëzie, toneel en geschiedschrijving) herdacht wordt; ze is *onvoorspelbaar* net als de mensen die eraan deelnemen: de vrijheid (nataliteit) van het individu, die op de mogelijkheid berust iets nieuws te beginnen, wordt er zichtbaar; ze is eerder *anoniem*, gezien ze voortspuit uit de samenwerking van een veelheid van individuen, alhoewel sommigen er een grotere rol kunnen spelen; zij is *onomkeerbaar* en 'boundless' (*oneindig*): ze zet een proces in dat men noch kan stoppen noch kan omkeren en haar werking kan niet begrensd worden; ze maakt dus een *proces* uit, waarvan men niet op voorhand weet tot hoever het zal reiken.” (Weyembergh, 1992: 34-5)

Een mutant van de wild type is *broos en onbeduidend*, indien deze zich niet groepeer met andere quasi-species; een mutant is *onvoorspelbaar*: men weet niet wanneer er één ontstaat, de wild type doet het niet gewild ontstaan en men weet ook niet (als wild type) wat de gevolgen van de mutant zullen zijn: hij kan inferieur, superieur of neutraal zijn ten opzichte van de wild type. De wild type weet niet dat er mutanten bestaan, ze zijn eerder *anoniem*, omdat ook zij voortspuiten uit een veelheid van individuen. De mutant, zodra hij er is, is *onomkeerbaar*: de wild type kan hem niet vernietigen; de wild type kan de mutant niet omkeren, niet stoppen en de werking van de quasi-species niet begrenzen; de wild type is de oorzaak van een *proces* van quasi-species, waar de wild type zelf grip over verliest, ze kent er de gevolgen niet van: de quasi-species beginnen een eigen leven te leiden los van de wild type.

Is de mutant superieur en zijn aan de drie voorwaarden voldaan, dan zal selectie zich onvermijdelijk voordoen, volgens de causale keten van Eigen, maar de mutaties zelf blijven stochastisch, waardoor er nog steeds ruimte is voor contingentie.

Omdat aan deze, deels contingente en deels gedetermineerde keten van evenementen voldaan moet worden, is evolutie onder de vorm van natuurlijke selectie niet inherent aan leven, noch is evolutie inherent aan een systeem. Bovenstaande metafoor toont hoe de ultieme stap die leidt tot evolutie en dus de vernietiging van een bestaand systeem, gedetermineerd wordt door elementen die geen deel uitmaken van dat oorspronkelijk systeem. De quasi-species leven letterlijk naast de wild type hun eigen leven en vervangen uiteindelijk

het oorspronkelijke systeem, zonder dat ze er ooit deel van uitmaakten en zonder dat de wild type enige controle heeft over haar mutanten.

Ook die sequentie die geselecteerd wordt bij de quasi-species en die de nieuwe wild type wordt, evolueert niet. Ze zal zich enkel meer repliceren dan de wild type en deze daarom vervangen, maar daardoor zal deze nieuwe sequentie ook zelf toevallige mutaties ondergaan en deze laatste zullen dan een mogelijke basis voor verdere evolutie vormen.

Dit alles brengt ons terug bij Dyson: we moeten rekening houden met twee perspectieven: het leven zelf en de evolutie die leven verplicht is te ondergaan, een verplichting die wordt opgelegd van buitenaf, uit de omgeving en waar het systeem zelf geen vat op heeft. Daarom juist legt Dyson de nadruk op datgene dat zich in homeostase bevindt: leven zoekt constant een evenwicht te behouden, waardoor dit niet de oorzaak van evolutie is. Evolutie wordt van buitenaf, uit de omgeving, bij Dyson door parasieten, opgelegd aan het metabolische leven dat op zich zeer goed zou functioneren, zelfs al heeft het eerste leven een grotere foutentolerantie. Die foutentolerantie echter werd beperkt door de invasie van genen, het tweede leven, dat zich in dit eerste ontwikkelde.

3.4.3. Achtste these

Vanaf het ontstaan van genen is er enkel een voortgang van het soortgelijke, het gans andere kan zich onmogelijk ontwikkelen

Met de spontane generationisten weten we dat er mogelijk een metabolisch leven voorafging aan het ontstaan van informatiedragende genen. Binnen dit leven werd volgens deze theoretici een totaal nieuw element geïntroduceerd: genetisch materiaal. Dit genetisch materiaal is in staat informatie te dragen onder de vorm van nucleotidebasen. Deze nucleotidebasen coderen voor aminozuren, de basisbestanddelen van proteïnen. Vanaf dat informatie onder de vorm van genetisch materiaal ontstond werd daarom een halt toegeroepen aan de grote foutentolerantie van het eerste leven. Vanaf het ontstaan van genen en het vertaalapparaat verloopt evolutie volgens een meer rigide patroon. De oorspronkelijk vrije aminozuren werden als het ware overmeesterd door de in een cel aanwezige genen. Enkel genen bepalen van dan af, zodra ze deel uitmaken van een cel, welke proteïnen binnen die cel gecodeerd worden. Vanaf het ontstaan van genen verloopt evolutie daarom volgens een vaster patroon.

Verandering kan zich nog steeds voordoen, onder de vorm van genetische mutaties, maar een mutatie is daarbij steeds een foute kopie van de wild type. Een mutatie heeft betrekking op het verwisselen van één nucleotidebase door een andere. Slechts met de ontwikkeling van DNA uit RNA, werd een nieuwe nucleotidebase geïntroduceerd: Uracil werd bij DNA vervangen door Thymine. Dit betekende echter niet dat Uracil op dat ogenblik ophield te bestaan, integendeel, Uracil is nog steeds één van de vier nucleotidebasen van RNA. Hoewel DNA uit een dubbele streng bestaat en daardoor beter in staat is fouten te detecteren en RNA slechts een lineaire keten van genetisch materiaal vormt, waardoor het makkelijker mutaties ondergaat, zijn de basiselementen en mechanismen voor het behoud en de replicatie van informatie quasi identiek.

Een mutatie heeft slechts betrekking op de vervanging van één (reeds bestaande) nucleotidebase, door een andere (reeds bestaande) nucleotidebase. Het gaat dus steeds om een bepaalde vorm van herschikking, in plaats van dat er zich telkens nieuwe nucleotidebasen, anders dan A, U, T, C, G ontwikkelen.

De stabiele structuur en de mogelijkheid tot relatief getrouwe replicatie van deze informatiedragende moleculen (al of niet met de hulp van proteïne-enzymen, deze zaak laten we even in het midden) is de reden dat er zich niets gans anders meer voordoet. Vanaf het ontstaan van genetisch materiaal is er een accumulatie van het bestaande, een voortgang van wat reeds bestaat in plaats van dat er zich nog iets totaal nieuws voordoet.

De superieure mutant van de wild type is een mislukte kopie van die wild type die een eigen leven gaat leiden letterlijk naast de wild type, zonder dat het er nog langer afhankelijk van is. Omdat het een mislukte kopie is, is het nooit gans anders. Men zal nog steeds gelijkenissen vinden met het vorige. Net zoals anarchisten leden zijn, geboren en getogen in een conservatief systeem. Ze zijn, na zich voldoende ontwikkeld te hebben, het gewoon niet langer eens met dat systeem waar ze uit zijn voortgekomen. Ze vormen hun eigen systeem, maar gebruiken daarbij nog steeds reeds bestaande instellingen van een apparaat, vele bestaande wetten, regeringsvormen, enzovoort.

De manier waarop informatie werd opgeslagen is vanaf de overgang van interne selectiviteit ten gevolge van zelforganisatie naar genetische informatie onder de vorm van nucleotidebasen niet meer veranderd. Er zijn geen alternatieve informatiedragende systemen meer ontwikkeld.

Dit is de reden waarom we via de vergelijkende sequentieanalyse kunnen aantonen dat RNA er was voor DNA en dat we fylogenetische verwantschapslijnen kunnen traceren: dat alle soorten uiteindelijk geëvolueerd zijn uit één gemeenschappelijk beginpunt. We zien doorheen de geschiedenis een accumulatie van fylogenetische takken en soorten, (die daarna weer uitsterven), maar steeds dragen ze genetisch materiaal, opgebouwd uit de gekende nucleotidebasen en deze genen coderen steeds voor dezelfde (een twintigtal) aminozuren. Organismen en soorten variëren hierbij op dit bestaand thema maar daarbij zijn er geen alternatieve genetische of metabolische systemen ontstaan.

De reden dat er zich geen alternatieven van de genetische code voordoen en er derhalve niets gans anders is ontstaan bespreekt Eigen deels bij de beantwoording van de tweede vraag. Zodra een hypercyclus ontstaat, waarbij het voldoende is dat één distributie van quasi-species geselecteerd wordt, kan deze moeilijk vernietigd worden.

Deze these sluit daarom aan bij de volgende.

3.4.4. Negende these

Genen bereikten hun functionele optimalisatie voor ze gekoppeld werden in een genoom

Dit is waarschijnlijk de belangrijkste afwijkende these die we bij Eigen vinden. Aangenomen dat genen en alleen genen onderhevig zijn aan natuurlijke selectie (de zesde these), omdat de

mogelijk metabolische fase gekenmerkt wordt door neutrale evolutie en interne zelforganisatie en omdat de ontwikkeling van het genoom eveneens het gevolg is van een vorm van evolutie verschillend van natuurlijke selectie (een eens-en-voor-altijd selectie), bereikten genen hun functionele efficiëntie en optimalisatie voor ze gekoppeld werden in een genoom. Een hypercyclus is een organisatievorm die zich niet makkelijk ontwikkelt, maar als het ontwikkeld is, is het systeem moeilijk te vernietigen. Zo'n systeem kan groeien, maar het kan zich als geheel niet optimaliseren. Ook de interne leden van zo'n cyclus kunnen niet optimaliseren, omdat binnen een hypercyclus geen competitie wordt toegelaten. Optimalisatie, een proces dat zich slechts kan voltrekken onder de vorm van natuurlijke selectie, impliceert dat een bestaand systeem volledig vervangen wordt door een ander, meer adaptief systeem. Noch de hypercyclus, noch deze haar delen, kunnen vervangen worden door een totaal nieuw systeem. Vandaar dat het bij de bestaande nucleotiden en deze hun aminozuren gebleven is. Genen binnen een genoom kunnen wel puntmutaties ondergaan, maar ze kunnen niet opgebouwd worden uit nieuwe nucleotidebasen. Deze puntmutaties op hun beurt zijn fouten waardoor het systeem mogelijks afbreuk doet aan de mogelijkheid tot zelfbehoud. In zekere zin kan het genoom, eens gevormd, er daarom slechts op achteruit gaan. De individuele genen kunnen zich, niet langer onderhevig aan natuurlijke selectie, niet meer optimaliseren, ze kunnen slechts nog muteren, wat een vorm van deterioratie is, een fout in hun mogelijkheid zichzelf te behouden. Daar komen we later nog op terug.

3.5. Problemen met Eigens theorie

1. Eigens theorie staat of valt met de aanname van autokatalytische moleculen.
 - (a) Aangenomen wordt, zowel voor het ontstaan van informatie als voor de ontwikkeling van een genoom, dat er *ten eerste* voldoende elementen in de prebiotische omgeving aanwezig waren om nucleotiden te doen ontstaan en *ten tweede* deze genen in staat zijn zichzelf te repliceren, in de beginfase, los van (proteïne)enzymen. Hoewel de Eigen en Orgel experimenten worden aangehaald om deze aanname te funderen, hebben we reeds gezien bij de bespreking van de naakte RNA-hypothese dat men enkel in staat is, laboratorisch, het spiegelbeeld te verkrijgen van een streng. Een volledige autonome replicatie, zonder de hulp van proteïne-enzymen is laboratorisch nog nooit bereikt en in de natuur komt het voor zover bekend helemaal niet voor.
 - (b) Herinneren we ons de kritiek van Dyson: men kan RNA maken met vrije nucleotide en RNA of door proteïnen en vrije nucleotiden samen te voegen. Dit echter verklaart niet het ontstaan van RNA, omdat men dan RNA moet bekomen zonder RNA en zonder proteïnen, tot nog toe niet gebeurd.
 - (c) Ook ribozymen vormen daarop geen uitzondering: hoewel ze bepaalde enzymatische activiteiten kunnen uitvoeren, slagen ze er niet in een volledige genenstreng te repliceren.
 - (d) Met Miller weten we dat nucleotidebasen zich zeer moeilijk ontwikkelen en dat als ze zich eventueel ontwikkelen, ze zeer snel gedeterioreerd worden, te snel om leven te doen ontstaan, als ze in een omgeving van meer dan 0°C voorkomen.

(e) In een hedendaagse cel is de replicatie van genetisch materiaal steeds afhankelijk van proteïnen. Er is geen enkele goede reden om aan te nemen dat dit in de beginfase niet zo was. Aangenomen dat het wel het geval was en dat ribozymen de taak van de proteïnen op zich namen, wordt geen verklaring gegeven waarom het noodzakelijk werd dat proteïnen in een latere fase de ribozymen in hun functie vervingen.

Er is met andere woorden geen enkele goede reden om aan te nemen dat leven begon met het ontstaan van een autokatalytische molecule. Deze kritiek wil daarom niet zeggen dat we niet kunnen aannemen dat als natuurlijke selectie zich voordoet, het zich enkel voordoet op het niveau van prokaryoten, die in zich genen huisvesten, maar geen genoom. De vier thesen blijven daarom geldig, er is namelijk geen enkele reden om te stellen dat deze processen zich niet kunnen voltrekken in een cel.

2. Het tweede probleem dat volgt uit het vorige is de aanname van het bestaan van naakte genen, die zich los van een cel bevinden. Wanneer genen zich buiten een beschermende celwand bevinden raken ze nog makkelijker en sneller beschadigd dan wanneer ze zich in een beschermende cel zouden bevinden. Een cel zorgt er tevens niet alleen voor dat fenotype en genotype dicht genoeg bij elkaar blijven, ze zorgen er ook voor dat alle genen dicht genoeg bij elkaar blijven. Als men aanneemt dat genen zich naakt ontwikkelden, moet men een zeer rijke en kleine plek waar leven ontstond vooronderstellen, anders zouden bijvoorbeeld de wild type en haar mutanten te ver van elkaar verwijderd worden en naast elkaar, in verschillende ver uit elkaar verwijderde regio's kunnen voorkomen.

3. Eigen ziet zijn model over hoe informatie kon ontstaan, ten gevolge van de werking van quasi-species en hoe een cel met celkern ontstaan is, hoe de overgang van het niveau van het gen naar het niveau van de cel in haar geheel er gekomen is, bevestigd door virussen. Zelfs al zijn virussen waarschijnlijk ontstaan nadat de cel er was, het ontstaan van de cel zou volgens dezelfde principes verlopen.

“In the later stages of their evolution, the viruses have traced out the same path. They, too, are more than mere compartments.” (Ibid.: 114)

Het Qb virus fungeert als model om aan te tonen dat alle nakomelingen van een virus steeds quasi-species zijn en hun hypercyclische organisatie in een gastcel als protomodel voor het ontstaan van een genoom. Een onmiddellijke vraag die hieruit volgt is waarom virussen in eerste instantie niet hypercyclisch zijn ontstaan, in plaats van pas na en uit bestaande cellen te evolueren. Deze vraag wordt niet beantwoord. Problematisch is echter vooral dat Eigen zijn theorie baseert op reeds bestaande voorbeelden, waarbij proteïnen evenals cellen steeds een belangrijke rol spelen.

4. Genen bereikten hun functionele optimalisatie naakt en voor ze gekoppeld werden in een genoom. Dit impliceert dat genen reeds zeer vroeg zeer optimaal functioneerden, zo niet treedt de foutencatastrofe op. Dit op zijn beurt, vooronderstelt een zwaar selectieproces, wat

een zeer zware eis is voor het eerste leven. De grootte van een genenstreng, de informatie die het kan dragen en relatief getrouw zelf kan repliceren gaan bij deze aanname hand in hand. Een genoom bestaande uit 100 nucleotiden mag de foutensnelheid van 1% per nucleotide niet overschrijden. Met andere woorden de genen moeten van in het begin quasi perfect werken. En ze moeten daarbij ook groot genoeg zijn om hun proteïne-enzymen te produceren, die toelaten dat de genen functioneel gekoppeld worden tot een hypercyclus. Als men echter aanneemt dat ribozymen in deze fase de enzymatische rol uitvoeren, is het genoom kleiner, waardoor er minder fouten kunnen ontstaan in een van de fasen en tegelijkertijd zouden ze wel meer foutentolerant (3%) mogen zijn (Joyce, 2002: 278). Probleem hier is dan weer dat dit slechts mogelijk is in een labo, zonder dat het voorkomt in de natuur, laat staan in de beginfase van leven.

5. Eigen benoemt, vanuit fysisch perspectief, genen, RNA, DNA en virussen als levende individuen. Met dergelijke definitie van leven stemt geen enkele bioloog in, ook niet onze volgende auteur. Dit punt hernemen we in het volgende hoofdstuk.

4. INDIVIDUALITEIT DOOR INCORPORATIE

“I cherish my University of Chicago education for its central teaching: one must always strive to distinguish bullshit from authenticity.”

(Lynn Margulis, 1999: 20)

Individualiteit door incorporatie, is een titel van een hoofdstuk, dat ik van Margulis heb overgenomen. Deze titel is eigenlijk dé samenvatting van haar theorieën. Men krijgt pas een individualiteit, een nieuw organisme, doordat oude lichamen in elkaars lichaam dringen, letterlijk volledige lichamen die in elkaars lichamen dringen, samensmelten en gaan samenwerken. Uit deze incorporatie emergeert dan een nieuw organisme met een eigen individualiteit.

Margulis ontwikkelde een theorie voor het ontstaan van de vijf grote rijken waarbij de organismen die deel uitmaken van deze rijken opgebouwd zijn volgens twee grote celtypen: de prokaryoten (cellen waarvan het genetisch materiaal zich los in die cel bevindt) en de eukaryoten (organismen waarvan de cellen een celkern, nucleus, bezitten met daarin genetisch materiaal, naast andere cellichaampjes die eveneens genetisch materiaal bezitten) [zie figuur 1]. Het eerste rijk bestaat uit Archae en bacteriën en deze zijn prokaryoten. De overige vier rijken: de protisten, fungi, dieren en planten, zijn allemaal eukaryoten. Met Margulis stellen we ons de vraag waaruit hedendaagse cellen zijn opgebouwd en hoe ze deze structuur in de tijd verwierven.

Sinds het ontstaan en de evolutie van leven kan men grofweg drie kwalitatieve veranderingen waarnemen. Deze kwalitatieve veranderingen worden verder in de tekst besproken, maar we sommen ze al even op. *Eerst* hebben we een overgang van dode naar levende materie ten gevolge van een nieuwe eigenschap die ontstaat: memorie: leven kent vanaf zijn ontstaan geen echt nulpunt meer, wat wel het geval is bij dode materie. Een *tweede* kwalitatieve overgang vinden we bij de overgang van prokaryoten naar eukaryoten. Deze overgang kwam er ten gevolge van symbiogenese: individualiteit door incorporatie. Een *derde* kwalitatieve verandering doet zich voor binnen de tweede kwalitatieve verandering, maar heeft betrekking op kwantiteit. Margulis' these stelt dat de cellen van alle eukaryotische organismen zijn samengesteld uit wat eens op zich levende bacteriën waren. Het aantal bacteriën die zich samenvoegen is representatief voor het rijk waarin men zich bevindt.

In het deel over *biochemische musea*, wordt de eerste kwalitatieve verandering hernomen en wordt getoond hoe biologie een brug slaat tussen fysica en geschiedenis. Leven, verschillend van dode materie, bouwt steeds terug op het voorgaande. Wij dragen in ons sporen van een ver verleden, sporen die de reeds voltooide fasetransities tonen en die we niet kwijtraken. Deze sporen maken het mogelijk de vraag naar de oorsprong van leven niet enkel te stellen maar ze ook tot op zekere hoogte op te lossen. In de vorige delen zochten we naar een definitie van leven en stelden we ons de vraag *wat* leven is en *hoe* leven kon ontstaan. Margulis, microbiologe, geeft een invulling aan het concept, verschillend van dat van de besproken fysici. We hebben reeds gezien dat Dyson en Kauffman deze vraag gelijk stellen aan de vraag naar het eerste metabolische leven, terwijl Eigen deze vraag gelijk stelt aan de

oorsprong van genetisch materiaal. Margulis koppelt het aan nog een andere vraag. Als biologe stelt ze dat men pas van leven kan spreken van zodra men een *cel* heeft die zowel in staat is tot *metabolisme* als *replicatie*, de drie componenten zijn voor haar noodzakelijk. Daarbij legt ze de nadruk op de cel in haar geheel, waarbij vooral de membraanstructuur van een cel belangrijk is, omdat deze toelaat dat een intern milieu wordt gecreëerd, los van de buitenwereld.

Met Margulis zijn de drie meest gangbare definities van leven beschreven en op dit punt in de tekst gekomen, las ik een intermezzo in waarin een nieuwe these naar voren geschoven wordt, die de problemen duidt met de drie gangbare definities van leven.

Ten slotte gaan we dieper in op de seriële endo-symbiotische theorie (vanaf nu SET) van Lynn Margulis, die aan de basis ligt van de tweede en derde kwalitatieve verandering. In tegenstelling tot Dawkins metafoor van zelfzuchtige genen wordt een metafoor van hongerige cellen naar voren geschoven. Symbiogenese is het permanent en onomkeerbaar ineenleven van ooit op zich levende organismen die na de symbiose een nieuw organisme vormen. De verschillende stappen van SET worden uit de doeken gedaan aan de hand van de evolutie van de groene algencel. Hierbij wordt tevens aangetoond hoe symbiogenese ook een verklaring kan bieden voor het ontstaan van mitose en meiose en hoe de genen die zich bij bacteriën losjes in het cytoplasma bevinden, bij eukaryoten gecompartmenteerd worden in een genoom, verschillend van Eigens theorie.

4.1. Drie kwalitatieve veranderingen

“The dating of the ‘start of human life’ is simply convention. At public lectures I am often asked, ‘At what moment does human life begin?’ Of course, it began, as all life did, at least 3.5 billion years ago!”

(Lynn Margulis, 1999: 115)

Volgens Margulis (1999 en 2000) - en hier ben ik het die dat zeg, zij zegt het niet op deze manier - zijn er nog maar drie kwalitatieve veranderingen van in het begin tot nu doorgevoerd.

Een *eerste* is de overgang van niet-leven naar leven, van dode naar levende materie. De dode materie is alles vanaf de big bang tot aan dissipatieve structuren en genen. Dissipatieve structuren kennen zelfde eigenschappen als leven maar kunnen nog geen echt leven genoemd worden. Leven, het eerste leven, zijn voor haar prokaryoten (bacteriën en Archae).

Leven heeft iets wat niet-leven niet heeft: *memorie*: het bouwt voort op het voorgaande, het kent vanaf zijn ontstaan geen echt nulpunt. Bacteriën zijn cellen die beide reeds proteïnen en genen bevatten. Deze genen bevinden zich los in het cytoplasma van de cel, bacteriën bezitten geen nucleus (celkern). Slechts wanneer deze drie elementen samen aanwezig zijn, kan men spreken van een levend organisme.

Een *tweede* kwalitatieve verandering is de overgang van prokaryoten naar eukaryoten (cellen die wel een nucleus bezitten). Deze overgang is volgens haar, ontstaan door

symbiogenese: individualiteit door incorporatie. Verschillende prokaryoten samen, hebben eukaryoten doen ontstaan. Dit heeft geleid tot het ontstaan van alle *soorten*, onderverdeeld in vier rijken: protisten, planten, dieren en fungi. Volgens Margulis theorie, zijn de termen *soort* en *individu* slechts van toepassing op de eukaryoten. Bacteriën kennen typen, maar geen soorten en ze bezitten ook geen rigide individualiteit.

Dat wat ik de *derde* kwalitatieve verandering zou willen noemen speelt zich eigenlijk af binnen die tweede kwalitatieve verandering, maar heeft betrekking op kwantiteit. Het idee is eigenlijk vrij eenvoudig. Bacteriële gemeenschappen hebben zich in elkaar gevoegd en dit is minimaal vier keer gebeurd, door symbiogenese, wat uiteindelijk leidde tot de overige vier rijken: protisten, planten, dieren en fungi [zie figuur 14]. Het kwantitatieve heeft betrekking op het aantal verschillende genomen die zich binnen één cel (al of niet in de kern van die cel) van één van die wezens lid van één van de eukaryotische rijken bevinden. “[...] *the central idea: the origin of cells with nuclei is exactly equal to the evolutionary integration of symbiotic bacterial communities*” (Margulis, 1999: 38). Het gaat dus om de *cellen* van de organismen die lid zijn van de vier grote eukaryotische rijken. Protisten kennen binnen hun cellen twee geïntegreerde genetische systemen, fungi hebben er drie, dieren vier en planten vijf [zie figuur 13]. Het kwantitatieve aantal zorgt voor een kwalitatieve emergente verandering. Het aantal genetische systemen dat zich vandaag in één eukaryotische cel bevindt en daar samen bestaat, toont aan hoeveel verschillende bacteriën zijn gaan samenwerken waardoor dat bepaald organisme kon ontstaan.

Ik gebruik hier het woord *emergentie* (het geheel is meer dan de som van de delen), omdat het aantal (kwantiteit) bacteriën die zich samenvoegen, op een hoger (en eigenlijk later) niveau een kwalitatieve verandering teweegbrengen (we komen hierop terug in het intermezzo). Een kwalitatieve verandering die zich uit door de verschillende manieren van voortplanting die deze wezens die hieruit emergeren, kennen. Deze manier van voortplanten is zo verschillend dat men op basis hiervan een onderscheid maakt tussen de vier rijken binnen de eukaryoten.

Prokaryoten, het *eerste rijk*, omvatten de Archae en de bacteriën. Bacteriën kennen slechts één genetisch systeem, maar dit is geen ‘echt’ genoom omdat de genen niet georganiseerd zijn in chromosomen en zich los in het cytoplasma van de cel bevinden. Ze dupliceren zich *aseksueel* door binaire deling, bacteriën bezitten geen sekse en ze kennen ook geen soorten. Naast die deling kunnen ze ook genen uit de omgeving opnemen. Die halen ze van dode bacteriën of krijgen ze via donaties van andere bacteriën. Die genen die ze opnemen uit de omgeving kunnen ook zeer verschillend zijn van de genen die aanwezig zijn in hun genetisch materiaal. Dit is een *horizontale vorm van evolutie*, omdat bacteriën tijdens hun leven nieuw genetisch materiaal kunnen verwerven. Punt is dat alleen maar genen toegelaten worden, van waar die komen maakt niet uit en dat genen opgenomen worden is goed meegenomen, maar niet echt noodzakelijk om te overleven. Er is uitsluitend *genfusie* (uiteeraard niet letterlijk de genen die fusioneren en één gen worden, bedoeld wordt de donatie en uitwisseling van genen onderling).

Eukaryoten, de overige vier rijken, planten zich voort via cellen (waarbij deze cellen een nucleus bezitten, gescheiden door een membraan, met daarin de genen georganiseerd op

chromosomen). Alle eukaryoten kennen *mitose*, ‘de dans van chromosomen’, de deling van één cel in twee cellen met identiek genetisch materiaal, klonen. Sommige eukaryoten kennen een speciaal geval van mitose: *meiose*, waarbij de dochtercellen slechts de helft van het genetisch materiaal krijgen, die na celfusie van bijvoorbeeld spermatozoïde en eicel, terug een volledige set van chromosomen verwerven. Hier is er *verticale doorgave* van genetisch materiaal: het genetisch materiaal wordt slechts gerecombineerd door seks. Belangrijk hierbij is, dat, vanaf men spreekt van een bevruchting, men te maken heeft met *celfusies*, de letterlijke incorporatie van een cel in een andere. Dit in tegenstelling tot bacteriën die enkel genfusies kennen.

Het *tweede rijk* (het eerste rijk van de eukaryoten) omvat de *protocista*, die naargelang de omgeving toelaat, zich voor het grootste deel zowel via mitose als meiose kunnen voortplanten. Margulis en Sagan (2000: 14) spreken van protocista in tegenstelling tot het merendeel van biologen die spreken over protisten. Met protocisten bedoelen ze simpelweg de eerste wezens, de eerste *soorten*, waar protisten een deel van zijn. Protisten zijn ééncelligen of organismen samengesteld uit zeer weinig cellen. Ze kiezen voor de meer omvattende naam protocisten om zo ook de eerste meercellige organismen te duiden met dit rijk, zoals algen bijvoorbeeld, deze zijn samengesteld uit een grote hoeveelheid cellen, maar toch zijn het niet echt planten en niet echt dieren, maar zwemmende cellen (Margulis en Sagan, 2000, 114).

Het *derde rijk*, de *fungi* (paddestoelen en schimmels), plant zich voort via sporen, ontstaan door zygotische meiose.

Dieren, wij, het *vierde rijk*, hebben een nieuwkomer: seks, wij kennen zeer complexe celverenigingen omwille van gametische meiose.

Planten, het *vijfde rijk*, vormen embryo's in het weefsel van de moeder, mitose. De embryo's worden gevormd na bevruchting en de bevruchting gebeurt door cellen die meiose ondergaan hebben.

Voor alle duidelijkheid, de rijken staan hier niet in de volgorde van ontstaan: dieren bijvoorbeeld, zijn het laatst van al ontstaan. Het getal dat staat voor rijk, verwijst naar het aantal verschillende bacteriën waaruit de cellen van de organismen uit de vier eukaryotische rijken zijn opgebouwd.

Overigens, als ik het woord kwaliteit gebruik, gebruik ik dit in de betekenis van een bepaalde hoedanigheid, gesteldheid, manier van zijn, los van connotaties als deugdelijkheid of verbetering of meerwaarde. Ik druk er enkel een andere manier van zijn mee uit.

4.2. Biochemische musea

“Death is illusory in quite a real sense. A sheer persistence of biochemistry, “we” have never died during the passage of 3,000 million years. [...] [W]e had, of course, had to “up the stakes” at various junctures to stay alive. This continuous “upping the stakes,” is [...] at

the species level described as evolution. Beings always require food and energy to stay the same, and often they have to evolve, to change into new forms, simply to self-maintain. Evolution, no less than nucleic acid replication of autopoiesis and reproduction, is a “stumbling forward” to starve off the threat of thermodynamical dissolution.”

(Margulis en Sagan, 2000: 81)

In dit deel gaan we nader in op de eerste kwalitatieve verandering, de overgang van dood naar leven. Leven is slechts mogelijk door de membraanstructuur van een cel.

Margulis stelt dat men pas van leven kan spreken op het niveau van de cel. Met cellen bedoelt ze: “[...] *membrane-bounded, RNA- and DNA-based, self-maintaining protein systems.*” (Margulis, 1999: 105) Zowel de membraanstructuur van een cel, de genen en de proteïnen zijn noodzakelijk om iets als levend te benoemen, waarbij ze de nadruk legt op de membraanstructuur. Geen van hen is op zich voldoende om iets als levend te benoemen. Margulis hanteert dus een andere definitie dan de besproken fysici.

Leven is de emergentie van *memorie*, “the presence of the past” (Margulis en Sagan, 2000: 81), een idee dat ze haalt bij Harold Morowitz. Naast ruimte, tijd en causaliteit is voor hem in de biologie cruciaal: memorie. Biologie is voor hem de brug tussen fysica en geschiedenis. Die overbrugging komt er door een membraan.

Morowitz theorie: metabolisme recapituleert biogenese (Ibid.: 85). Het metabolisme van een cel herhaalt de ontwikkeling van leven. De membraanstructuur is daarbij de *sine qua non* voor leven, pas als er een membraan is kan een cel metaboliseren. Zoals de hoofdtitel van dit werk: individualiteit ontstaat door incorporatie. Men kan pas spreken over levende individuen wanneer men geïncorporeerd wordt in iets, hier een membraan. Pas dan ontstaat individualiteit.

“Over evolutionary time, individuality, always based on the membrane-bounded unit of the cell, arises at ever greater levels of integration. Life not only evolves, it epitomizes evolutionary transitions. A cell membrane is in common and necessarily intact in all autopoietic beings. A membrane is a precondition for cell metabolism.” (Ibid.: 86)

Leven is niet in tegenspraak met de tweede wet van de thermodynamica, de tendens naar wanorde. Vandaar de nood aan een membraan dat zelfbehoud mogelijk maakt door metabolisme: het opnemen en afvoeren van energie en materie uit de omgeving.

“To be an entity, distinguished from the environment, requires a barrier to free diffusion. The necessity of thermodynamically isolating a subsystem is an irreducible condition of life [...] It is the closure of an amphiphilic bilayer membrane into a vesicle that represents discrete transition from nonlife to life.” (Morowitz in Margulis en Sagan, 2000: 85)

Zoals we zagen benadrukte ook Dyson het belang van een membraan evenals de metabolische functie die een cel kan vervullen, waarmee hij doelde op het opnemen en afvoeren van energie en materie in en uit de omgeving ten gevolge van de proteïnen. Margulis' definitie van metabolisme stemt hiermee grofweg overeen, hoewel genen ook aanwezig moeten zijn in een cel opdat ze als levend benoemd kan worden.

Margulis' definiëring van metabolisme stemt echter niet overeen met die van Eigen. Deze definieerde metabolisme, één van de noodzakelijke vereisten voor het op gang komen van natuurlijke selectie, als het opnemen en afvoeren van energie tout court, los van een cel en los van proteïnen. Ook autokatalytische moleculen kunnen namelijk energie en materie opnemen en afvoeren.

Naakt RNA zoals bij Eigen, is niet omringd door een membraan en ook de autokatalytische netwerken van Stuart Kauffman, bevinden zich niet noodzakelijk in een cel.

Wanneer autokatalytische netwerken materie en energie opnemen en afvoeren heeft men daarom nog niet noodzakelijk leven. Leven impliceert dat een individu zichzelf kan reproduceren en dus meer zelve kan maken en hiervoor is nood aan een membraan.

Leven is iets wat voortgaat op het vorige, het kent een continuïteit, vanaf het ontstaan van leven is er geen echt nulpunt meer.

“Life, with its complex order, does not violate the thermodynamic law of inexorable tendency toward disorder. Life always requires its specific source of high-quality energy. [...] But because cells grow and reproduce to form more cells like them, once life evolved the life chemistry never ceased. Cyclic life, if provided a continues source of energy and nutrients, will indefinitely make more of itself. Chemical systems lack *selves*: they cannot make more *selves*. Life is a series of selves - organisms or cells. These must expend energy to continue to exist but they do so in unseperable connection to past life. Life has been, since inception and with no discontinuity, chemically connected to its past. [...] [L]ife is intrinsically a memory-storing system [...]” (Margulis, 1999: 101)

Wanneer Margulis stelt dat leven continuïteit, memorie bezit, bedoelt ze hiermee dat eens een cel zich vormde, ten gevolge van de reproductie van die cel, het proces dat leven is, niet meer eindigde. We zagen dat de vergelijkende sequentieanalyse kan aantonen dat we allemaal een gemeenschappelijke oorsprong hebben: uiteindelijk zijn we allemaal geëvolueerd uit het eerste leven, de eerste levende cel. Leven, zodra het ontstond, werd nooit vernietigd. Levende organismen sterven uiteindelijk, maar de meesten planten zich eerst voort en maken zo nieuw leven: ze kunnen meer *zelven* maken. Autokatalytische systemen kunnen meer van *zichzelf* maken, maar niet meer zelve.

Onze genen in onze cel, tonen de oorspronkelijke stappen van de evolutie, zoals we zagen bij de bespreking van de resultaten van de vergelijkende sequentieanalyse. Genen zorgen dus deels voor het element memorie. Het zijn echter niet de genen alleen die van ons biochemische musea maken. We dragen in ons ook metabolische cycli, die gebruik maken van bepaalde stoffen, die ook op zich kunnen en konden bestaan en dus een beeld geven van

de elementen en processen aanwezig op de primitieve, prebiotische aarde. Het element memorie heeft dus niet enkel betrekking op de genetische informatie die we in ons dragen, maar ook op de informatie die we verkrijgen van onze proteïnen en deze hun metabolische cycli, te vergelijken met de definitie van informatie gedefinieerd als zelforganisatie, dat we bespraken bij Fox en Dose.

Levende materie is niet gans anders dan dode, ook hier is er een continuïteit met het voorgaande, maar dit is omgekeerd niet het geval, continuïteit ontstaat op een hoger/later niveau, vandaar emergentie. Alle leven bouwt voort op het vorige, omdat sommige elementen noodzakelijk zijn om van leven te kunnen spreken. Er is zoiets als een primair metabolisme dat te alle tijden in alle cellen aanwezig moet zijn, opdat de cel zich kan behouden en kan reproduceren.

“[...] metabolic pathways common to all living beings. Because certain carbon-chemical metabolic pathways are absolutely necessary for all metabolism, the earliest ones that underlie the cellular phenomenon of self-maintenance and were present from the beginning, the chemical interactions of carbon, nitrogen, sulphur, and phosphorus upon which all metabolism is based, must be retained in all cells at all times.” (Ibid.: 99)

Chemische systemen, zonder membraan, hebben geen continuïteit, zelfs al worden ze complexer en kunnen ze een tijdje *zichzelf* in stand houden en *meer van zichzelf* maken, uiteindelijk vallen ze uiteen. Ze houden op te bestaan voor ze *zelven* konden maken.

Dissipatieve structuren zijn ook autokatalytische systemen: er is een cyclische opeenvolging van chemische reacties, waarbij het eindresultaat hetzelfde is als het beginpunt.

“A *dissipative structure* is any system that maintains its function through assimilating useful energy and dissipating useless energy, usually heat. Reactions of dissipative structures share certain traits with life and the chemical systems that evolved into life. But all chemical systems, dissipatively structured or not, only continue to operate and make more ordered matter for a short time. Then they fall apart.” (Ibid.: 100)

De energie zelf gaat niet verloren, maar wordt onomkeerbaar omgezet in wanorde, entropie. De verspilde energie kan niet gerecupereerd worden. Te vergelijken met het volgende krachtige beeld dat ze gebruikt: “*Snowmen melt and do not re-form.*” (Ibid.: 100). Ook een draaikolk bijvoorbeeld die ontstaat wanneer we een bad met water laten leeglopen is een dissipatieve structuur, die gelijkenissen vertoont met leven omdat het eveneens in staat is een vast patroon te behouden en tegelijkertijd materie en energie op te nemen en af te voeren uit en naar de omgeving, het kan dus in zekere zin metaboliseren. Wanneer het bad is leeggelopen echter, houdt de draaikolk op te bestaan. Bij een volgend bad dat men laat leeglopen ontstaat weer een draaikolk, maar deze heeft geen enkel historisch verband, met de

vorige. Hier is er geen continuïteit tussen beide draaikolken. Bij levende cellen is dit wel het geval.

Een cel kent ook een constante flux van materie en energie dat het opneemt uit de omgeving en houdt uiteindelijk ook op te bestaan, maar voor ze sterft, heeft ze zichzelf kunnen reproduceren. Alleen cellen kunnen meer *zelve*n maken. Eens een membraan, kan men zich reproduceren en definitief de tendens naar wanorde tegengaan. Katalytische systemen zonder membraan kunnen dit niet. Leven is een cellulair fenomeen, pas door zich af te sluiten van zijn omgeving in een membraan, kon leven de tendens naar wanorde tegengaan. Er is dus een continue voortgang (sommigen zien hierin een vooruitgang), vanaf het ontstaan van leven tot nu, waarbij datgene dat bestaat, teruggaat op wat er voordien was, een element van memorie, geheugen.

Dat chemische systemen nog geen leven zijn, juist omdat ze geen *zelve*n maken zegt ze expliciet.

“Chemical systems in nature that become more and more complex, even if they are capable of making more of themselves, are not necessarily alive. (Ibid.: 99)

DNA, RNA, ribozymen, enzovoort kunnen meer van zichzelf maken, maar niet meer *zelve*n, alleen leven kan meer *zelve*n maken, waardoor Margulis verschilt van Eigen.

“I think the proverbial primordial soup of free-floating DNA or RNA never existed, because nucleic acids (DNA, RNA) are far more easily destroyed than they are spontaneously formed. Membranous structures are the *sine qua non* of life. *Today the membrane-bounded entities with identity and integrity are cells. Life arose in its cellular wholeness.*” (Ibid.: 102, m.c.)

Ze stelt dat de nadruk dient gelegd te worden op de cel in haar geheel, maar de *sine qua non* voor leven is de membraanstructuur, niet het replicatieve element, dat wordt niet zo makkelijk gevormd en wel gemakkelijk vernietigd. DNA, RNA, ribozymen zijn dood. Hoewel deze theoretisch zichzelf kunnen repliceren is dit voor haar nog steeds dood.

“RNA can *autocatalytically* make more of itself.” (Ibid.: 103, m.c.)

En zoals reeds opgemerkt:

“Chemical systems in nature that become more and more complex, even if they are capable of making more of themselves, are not necessarily alive. Such systems are called *autocatalytic*.” (Ibid.: 99)

Leven voor haar is dat wat niet alleen meer van *zichzelf* kan maken, het moet eveneens meer *zelve*n kunnen maken. RNA maakt enkel meer van *zichzelf*, maar het maakt op zich *niet* meer *zelve*n, doch het helpt de cel wel meer *zelve*n van die cel te maken.

“We can use RNA as an index of *proximity to prelife*. Nothing smaller than a live cell maintains its identity and produces greater numbers of itself. From the beginning, life was a cell, a mutual interaction between gene molecules (like RNA) and the oily membrane that segregated them from their environment. [...] Test tube RNA molecules by themselves, like viruses, proteins or DNA in solution is dead.” (Ibid.:104, m.c.)

Zelfs al kunnen ze van alles doen in een proefbuis waar ze gemanipuleerd worden, ze kunnen gevormd worden en ze kunnen muteren, toch zijn ze allemaal dood. De Eigen en Orgel experimenten tonen voor Margulis (Ibid.: 105) enkel aan dat er een biochemische evolutie voorafging aan het ontstaan van leven, maar zelf is dit nog geen leven.

Voor Eigen, die leven definieert als genetische informatie, leven genen en zijn ribozymachtigen en/of tRNA-achtigen het mogelijke eerste leven. Ribozymen kunnen zich, laboratoriums gemodificeerd, gedragen als proteïnen waardoor ze deels zichzelf kunnen repliceren of hun structuur reorganiseren. Maar voor Margulis is dit nog geen leven:

“Gilbert [Wally] drew attention to RNA potency, suggesting among other good ideas that RNA acting as replicating ribozyme formed the kernel of the first living cell. I quite agree with Wally that RNA metabolism-accelerating reactions and replicating molecules preceded any DNA-based molecules. However, *both* RNA and DNA types of metabolism, as Morowitz emphasizes, live inside cells. No life-form exists outside a self-maintaining, self-reproducing cell. [...] RNA by itself, DNA by itself, any virus alone, is not alive. All living cells, even in principle, are much more complicated than any gene or virus. Cells interchange their parts; they maintain themselves continuously from nutrients and energy drawn from their surroundings. I agree with Morowitz: the first life-forms were membrane-bounded self-maintaining cells, like those still alive today.” (Ibid.: 105-6, h.c., m.o.)

Interessant daarbij is, dat Margulis erop wijst dat virussen geen deel uitmaken van de vijf rijken. Virussen geven hooguit inzichten in een mogelijke precellulaire fase die voorafging aan leven, maar ze geven eigenlijk geen beeld van de oorsprong van leven en zelf leven ze ook niet. Aan de hand van haar theorie ontwikkelt ze haar eigen classificatiesysteem: een hand met vijf rijken dat een wereldbol vasthoudt met twee vingers [zie figuur 15]. De vijf vingers representeren de vijf rijken, de bacteriën, de planten, de dieren, de fungi en de protocysten. Twee kwalitatieve veranderingen: bacteriën zijn prokaryoten: genfusies, al de rest zijn eukaryoten: celfusies. Virussen houdt ze uit deze classificatie buiten. Ze passen nergens bij.

“We are persuaded that viruses do not belong in any of the five kingdoms. They are not alive since outside living cells they do nothing, ever. Viruses require the metabolism of the living cell because they lack the requisites to generate their own.

Metabolism, the incessant chemistry of self-maintenance, is an essential feature of life. Viruses lack this. Through ceaseless metabolism, through chemical and energy flow, life continuously produces, repairs, and perpetuates itself. Only cells, and organisms composed of cells, metabolize.” (Margulis, 1999: 81)

Virussen voor haar zijn ontstaan uit bacteriën, omdat ze een metabolisme vereisen. Ze spelen ook een belangrijke rol in evolutie voor haar, omdat virussen parasieten zijn die de cel andere wetten komen opleggen, ze verplichten de cel een symbiose te vormen met hen. Maar ze hebben niets van doen met het ontstaan van de eerste cel.

Dissipatieve structuren kunnen een tijdje hun structuur behouden, maar uiteindelijk houden ze op te bestaan en er blijft niets van hen over, er is geen continuïteit. Leven kent geen nulpunt. Voor het, ten gevolge van de tweede wet, uiteenvalt, heeft het zichzelf gereproduceerd, meer zelve gemaakt, ten gevolge van datgene dat binnen hun membraan meer van zichzelf maakt, de onstabiele verhouding oppervlakte-volume doet de cel splitsen. Het is het membraan van de cel dat zorgt voor continuïteit van leven, een kritische drempel werd hierdoor overschreden, er was geen weg terug.

“Life is the representation, the “presencing” of past chemistries, a past environment of the early Earth that, because of life, remains on the modern Earth. It is the watery, membrane-bounded encapsulation of space-time. [...] Life must maintain itself against the universal tendency of heat to dissipate with time. [...] [F]or billions of years it has been stuck in a pattern which, even if it wanted to, it can’t get out of, of upping the stakes as it goes. For life itself is these patterns of chemical conservation in a universe tending toward heat loss and disintegration. Preserving the past, making a difference between past and present, *life binds time*, expanding complexity and creating new problems for itself.” (Margulis en Sagan, 2000: 86, m.c.)

Dit maakt van ons biochemische musea. We bezitten in onze cellen zowel fragmenten van prebiotische fenomenen als latere evolutionaire veranderingen, waarvan we, zelfs al zouden we willen, niet af raken. Op basis van deze fragmenten kunnen we zelfs evolutionaire veranderingen afleiden.

4.3. Intermezzo

“To best understand life we need to see the long and winding road from animism, through dualism, to the limitations of mechanism.”

(Margulis en Sagan, 2000: 54)

We kennen nu de drie meest gangbare definities van leven. Hieronder wordt een driedelige these besproken, die afwijkt van een dergelijke definiëring van leven. De drie elementen van de these zijn nauw aan elkaar verbonden en worden dan ook samen besproken, maar we

bespreken even kort de verschillende delen omdat ze leiden tot verschillende gevolgtrekkingen.

4.3.1. Tiende these

Het neodarwinistisch paradigma heeft een aristoteliaanse ondertoon.

(a) De aristotelische wat-vraag maakt het noodzakelijk een definitie te geven van de essentiële eigenschappen van leven, wat leidt tot een reïficatie²⁸ van deze eigenschappen

Probleem is dat de vraag naar de oorsprong van leven steeds gekoppeld wordt aan de aristotelische *wat-vraag*: wat is het specifieke kenmerk van leven, zijn het genen, is het een metabolisme of is het een membraanstructuur. Steeds wordt de wat-vraag gesteld, waardoor men terecht komt in een positie waar het noodzakelijk wordt een definitie te geven van de *essentiële* eigenschappen van leven. Daarbij worden die eigenschappen vaak *gereïficeerd*: de nieuwe eigenschap die lijkt te ontstaan wanneer leven ontstaat, lijkt materieel te zijn en dus substantie te hebben.

(b): De essentialistische en teleologische wat-vraag kunnen we beter vervangen door de (vanaf-)wanneer-vraag

De wat-vraag is *teleologisch* en derhalve *essentialistisch*. Mijn voorstel zal zijn dat we de wat-is-leven-vraag beter kunnen vervangen door de (vanaf-)wanneer-vraag: vanaf wanneer is leven kunnen ontstaan. Het paradoxale aan de neodarwinistische stroming is dat ze, door de teleologische en essentialistische connotaties die de wat-vraag met zich meebrengt, zich richten naar de *toekomst*, om een vraag over de oorsprong, iets wat zich richt naar het *verleden*, te beantwoorden. Daarom wordt de (vanaf-)wanneer-vraag voorgesteld als alternatief. Deze vraag is beter in staat de verschillende overgangen en fasetransities te duiden in de tijd.

(c): De wat-vraag impliceert een denken in termen van potentialiteit, dat tot uiting komt in het adaptatieconcept dat we beter kunnen vervangen door een contextbegrip

Het neodarwinisme denkt door de wat-vraag te sterk in termen van *potentialiteit*. Vooral het adaptatieconcept toont dit aan. Er wordt een voorstel gedaan om het potentiebegrip te vervangen door een *contextbegrip*.

4.3.2. Bespreking van de drie aspecten van de tiende these

De vraag naar de oorsprong van leven is voor Eigen, gelijk aan de oorsprong van informatie (genen). We hebben gezien dat Dyson vindt dat dit een beetje te snel gaat. Voor deze laatste is de vraag naar de oorsprong, net zoals bij Kauffman, gelijk aan de vraag naar het ontstaan

van het eerste metabolische leven. Het replicatieve leven ontwikkelde zich in dit eerste leven, volgens Dyson, op een marguliaanse symbiotische manier. Margulis koppelt het aan een nog andere vraag. Leven voor haar, voor elke bioloog, is de cel. Alles wat leeft, heeft cellen, er zijn cellen met nucleus en cellen zonder. De cellen met nucleus zijn voor haar ontstaan uit bacteriën (de cellen zonder nucleus). Bacteriën gaan dus vooraf aan de cellen met nucleus. De vraag naar het ontstaan van leven is voor haar daarom de vraag naar het ontstaan van de eerste bacterie (die zowel informatie bezit als in staat is tot metabolisme).

“What accounts for the beginning of the ur-cell? How did the very first bacterial cell originate? This question is exactly equivalent to the question ‘How did life originate?’ To appreciate SET, which only recombines, merges, and integrates exceedingly diverse bacteria, we first have to understand where these diverse bacteria came from.” (Margulis, 1999: 88)

Weer een andere vraag dus, om weer datzelfde probleem te begrijpen. Levende materie emergeert uit dode. Bacteriën kennen een andere manier van zijn dan dingen die niet leven. Dit is geen verbetering, geen verslechtering, het is gewoon iets anders en eigenlijk is het gewoon hetzelfde, maar anders, op een andere manier georganiseerd. Leven is eigenlijk dode materie op een andere manier georganiseerd. Men kan nergens een nieuwe substantie duiden die leven tot leven maakt, enkel de manier waarop dode materie georganiseerd wordt is nieuw. Prokaryoten bezitten om en bij de 3000 genen terwijl we bij eukaryoten 30000 – 60000²⁹ genen van elkaar kunnen onderscheiden. Toch vinden we nergens een nieuwe substantie. Als we de genen uit elkaar halen komen we tot nucleotiden en deze bestaan uit nucleosiden en deze bestaan uit moleculen die op hun beurt zijn opgebouwd uit atomen. Nergens vinden we een nieuwe substantie. Ik spreek hierbij over emergentie en daarom zou ik eerst dit intermezzo willen inlassen om een verantwoording te geven aan het gebruik van deze term.

Het probleem met de meeste definities van wat leven is, is juist dat ze de nadruk leggen, op de *wat-vraag*. Wat maakt leven(d) ? Wat is het nieuwe dat ontstaat ? Eigen bijvoorbeeld stelt dat dit nieuwe, informatie is, de essentie van leven is informatie en informatie bezit substantie onder de vorm van genen. Genen zijn de essentiële eigenschappen van leven: ze zijn noodzakelijk en ook voldoende.

“*Information is stored in DNA, the blueprint of organisms.*” (Eigen, 1996: 15) De wat-vraag impliceert een vraag naar substantie, naar materie, naar iets nieuw dat ontstaat.

Daardoor ontstaat de indruk dat leven, niet enkel betrekking heeft op de specifieke organisatie van dode materie, waardoor leven emergeert, maar dat leven zelf iets materieels is en dus substantie heeft. Leven wordt geen eigenschap van een systeem, maar een materieel aanduidbare substantie.

Het vitalisme, dat we reeds bespraken in het eerste hoofdstuk, werd reeds verworpen in de negentiende eeuw. Deze stroming stelde dat er een substantieel verschil was tussen organische en anorganische materie. Leven bezat een *force vitale*, een levenskracht. Levende

materie echter is slechts opgebouwd uit dode materie, waarbij we nergens een nieuw element kunnen duiden dat iets tot leven(d) maakt. Het is enkel de specifieke organisatie van de dode materie waardoor leven ontstaat.

Persoonlijk, hou ik het daarom liever een beetje eenvoudiger, de vraag naar het ontstaan van leven is veeleer gelijk aan de vraag: wanneer houdt men op dood te zijn? Dat komt op hetzelfde neer als het vorige - voor Eigen is men niet meer dood als men informatie heeft, voor Dyson is men niet meer dood als men kan metaboliseren, voor Margulis is het de bacterie, vanaf dan kan men spreken over leven - maar toch is bovenstaande vraag genuanceerder. Oorsprong staat bij hen allen gelijk aan ontstaan, er moet iets nieuws ontstaan, wil men leven hebben. Mijn vraag, wanneer houdt men op dood te zijn, legt niet zozeer de nadruk op ontstaan, maar op een overgang, uit iets dat reeds bestaat (dode materie) komt iets nieuw (levende materie), maar dit heeft het oude nodig, om te kunnen ontstaan. De vraag is hoe die overgang ontstond. De nadruk wordt gelegd, niet op oorsprong, maar op overgang. Dit heeft te maken met emergentie.

Het neodarwinisme denkt aristotelisch met als gevolg een essentialistische en teleologische ondertoon. Hiervoor moeten we terug tot Aristoteles en de ontstaanscontext van het neodarwinisme.

Essentie hangt vast aan teleologie. Bij Aristoteles gaat, net zoals bij Plato, de essentie vooraf aan de existentie. Bij Plato is het bestaande slechts een afspiegeling van de transcendente ideeënwereld, de ware werkelijkheid. Bij Aristoteles wordt de essentie een deel van deze werkelijkheid, namelijk de potentie, die voorafgaat aan de actualisatie. De *formele oorzaak* bij Aristoteles heeft betrekking op de *quidditas*, de essentie, dat wat een ding maakt tot wat het is, in dit geval, wat materie maakt tot levende materie, de genen.

Aristoteles' wereld was er één die altijd al had bestaan en er ook eeuwig zou blijven. Er was een proces van worden en vergaan, met aan de basis de materie die gevormd werd. Wat de ongevormde materie ging worden, lag op voorhand vast, het was niet zo dat het om het even wat kon worden, er was het principe dat het gelijke het gelijke voortbracht, met als gevolg dat er verschillende samenstellingen van ongevormde materie waren (Dethier, 1995).

Potentie refereerde enkel aan een bepaalde, specifieke vorm inherent in de materie, die eigen was aan die materie en dat deze specifieke vorm er kon uitgehaald worden.

Als dit gebeurde, was er sprake van het *actualiseren* van de potentie en dit was dan ook meteen het doel van de ongevormde materie, namelijk geactualiseerd worden, worden wat het moest zijn, af, klaar. Maar die toestand bleef niet eeuwig duren, uiteindelijk verging de gevormde materie terug. Het proces zelf, van worden en vergaan was wel eeuwig.

Potentie stemde overeen met materie en de vorm met actualisatie. De *formele oorzaak* ging gepaard met de *finale oorzaak*, de actualisatie van de potentie was niet meer of minder dan het verwezenlijken van die essentie, die reeds van in het begin potentieel aanwezig was in de ongevormde materie. De animistische wereld werd bewogen door de onbewogen beweging, door het streven naar zijn zijnstoestand: actualisatie.

Met de opkomst van het *mechanistisch wereldbeeld*, werd dit *holisme* vervangen door een *reductionisme*. Zoals Margulis en Sagan (2000: 41) opmerken:

“Western thought thus suffered a metaphysical reversal. Once, before the exploits of Bruno and Galileo, Descartes and Newton, and Darwin, everything had been alive, except for the natural magic trick of death; now, in the scientific-mechanistic world, everything was inanimate, dead, except for the scientific puzzle of life.”

De vraag naar de essentie, de *wat-heid* van een ding, werd vervangen door de *hoe-vraag*, hoe werkt het ding, de aristotelische *bewegingsoorzaak*. Gesteld wordt dat vanaf de opkomst van het mechanistische wereldbeeld enkel nog de aristotelische hoe-vraag wordt gesteld. Biologie vormt hier een uitzondering op. Bezielde lichamen maakten plaats voor mechanistisch werkende machines. De machine (het geheel) werd verklaard door de mechanische werking van de delen onderling. Geïmpliceerd hierbij wordt dat het werkt en zelfs zeer goed. In een machine heeft elk deel zijn specifieke functie en speelt het een belangrijke rol in de werking van het geheel, één defect is voldoende om een machinale panne te veroorzaken.

Biologie staat niet los van boven aangehaald essentialisme. De nadruk op de ‘blauwdruk van het leven’, de nadruk op de genen die deze blauwdruk zijn en daaraan gekoppeld dat genen een ‘ontwerp’ in zich dragen, dat slechts ‘ontwikkelt, ontplooit’, impliceert dat genen noodzakelijk zijn om leven te verkrijgen. Met Newton ging men over van de wat naar de hoe-vraag. De vraag hoe werkt iets, impliceert dat het werkt. Machines vertonen *design*.

Het designersargument gehanteerd door gelovigen, werd door evolutietheoretici vervangen door, het designersargument. De horlogemaker werd blind, maar voorzag nog steeds een design. Alle delen hadden een functie en geen functie is ook een functie, alleen werd het deel langzaam gevormd (zie bijvoorbeeld Dawkins, 2002).

Verzekerd door de natuurwetenschappers van de werking van het geheel, door de werking van de delen, de functie van de delen, gingen biologen op zoek naar de functies: de *waarvoor-vraag*: gegeven een deel, waarvoor dient het, geplaatst in het geheel ? Wat is de functie van dit specifiek deel ?

Het is hier dat Aristoteles terug opduikt: bij hem gaan de vorm- en doelloorzaak (de wat- en waarvoor-vraag) samen. Het doel is de finale vorm, de finale vorm heeft een functie, de functie was van in het begin de essentie en deze is nu geactualiseerd.

Laat me dit verduidelijken met een aantal citaten. We beginnen bij Schrödingers boek, dat als titel: *What is life* draagt.

In de fysica is er de wet van de grote getallen, enkel als er coöperatie is tussen een groot aantal atomen, dan kan men daar statistische wetten uit afleiden die stijgen in accuraatheid naarmate het aantal atomen stijgt, pas dan kan men spreken van wetmatig, ordelijk gedrag (Schrödinger, 2000:10). Biologie kent mendeliaanse wetten, dus je zou denken dat deze van toepassing zijn op een groot aantal atomen. Niet het geval. Chromosomen waren al waargenomen, maar de structuur ervan was nog niet ontdekt (het boek was er wel de aanleiding toe). Vraag voor hem was, hoe chromosomen, die slechts een klein aantal atomen bezitten, oorzaak konden zijn van regelmatig en ordelijk gedrag.

Chromosomen droegen in zich een codescript, waarin de ontwikkeling van een organisme en zijn functioneren volledig vastlagen.

“It is these chromosomes, or probably only an axial skeleton fibre of what we actually see under the microscope as the chromosome, that *contains* in some kind of *code-script the entire pattern of the individual’s future development and of its functioning in the mature state*.[...] In calling the structure of the chromosome fibres a code-script we mean that the all-penetrating mind, once conceived by Laplace, to which every causal connection lay immediately open, could tell from their structure whether the egg would develop, under suitable conditions, into a black cock or into a speckled hen, into a fly or a maize, plant, or rhododendron, a beetle, a mouse or a woman.”(Ibid.: 21, m.c.) “But the term code-script is, of course, too narrow. The chromosome structures are at the same time instrumental in bringing about the development they foreshadow. They are law-code and executive power - or, to use another simile, they are *architect’s plan and builder’s craft* - in one.” (Ibid.: 22)

Hierbij dient opgemerkt te worden - we komen daar in het volgende hoofdstuk op terug - dat bij de herontdekking van de wetten van Mendel, men het niet zo onmiddellijk eens was met Darwin, omdat deze laatste zijn continuïteit door de Vries’ mutatietheorie werd verworpen (Bowler, 1978: 59-60), die Schrödinger (2000: 35) gebruikt in z’n boek:

“In Darwin’s theory, you just have to substitute ‘mutations’ for his ‘slight accidental variations’ (just as quantum theory substitutes ‘quantum jump’ for ‘continues transfer of energy’).”

Vandaar dat het niet natuurlijke selectie, maar de chromosomen zelf zijn die, in het citaat hiervoor, architect zijn. Deze designs ineens en discontinu, zonder intermediären. Een soortgelijke tendens die zich ook vandaag de dag afspeelt in biologenland, ten gevolge van de ontdekking van homeogenen (die we later bespreken), gezien als “*The molecular architects of body design*” in het gelijknamig artikel van McGinnis en Kuziora (1994).

Hier vinden we dus het idee van *een blauwdruk van leven*, een bouwplan dat slechts ontvouwd wordt. Het idee dat er een één-één afbeelding tussen blauwdruk en bouwplan, niet gen en eigenschap is, of, anders gezegd, eigenschappen zijn niet *materieel* aanduidbaar, want:

“It seems neither adequate nor possible to dissect into discrete ‘properties’ the pattern of an organism which is essentially a unity, a ‘whole’. [...] *What we locate in the chromosome is the seat of the difference*. (We call it, in technical language, a ‘locus’, or, if we think of the hypothetical material structure underlying it, a ‘gene’.) Difference of property, to my view is really the fundamental concept rather than property itself, notwithstanding the apparent linguistical and logical contradiction of this statement. The differences of properties actually are discrete, [...]”(Schrödinger, 2000: 28-9) en: “... the molecular picture of the gene made it at least conceivable that *the miniature code should be in one-to-one correspondence with a highly complicated and specific plan of development* and should somehow contain the means of putting it into operation.” (Ibid.: 67; m.c.)

De idee van een één-één afbeelding tussen gen en eigenschap is een vrij recent fenomeen. De opstellers van de Synthese (zie bijvoorbeeld Morgan, 1932: 263-5) hechtten veel meer belang aan combinaties van genen en crossing over van chromosomen dan vandaag. Een heropleving hiervan vinden we terug bij homeogenen. Het idee van een één-één afbeelding is veeleer het gevolg van het Human Genome Project (Pennisi, 2000).

Schrödinger (2000: 69):

“To the physicist - but only to him - I could hope to make my view clearer by saying: The organism seems to be a macroscopic system which in *part of its behaviour approaches to that purely mechanical (as contrasted with thermodynamical) conduct to which all systems tend, as the temperature approaches the absolute zero and the molecular disorder is removed.*” en: “The unfolding of events in the life cycle of an organism exhibits an admirable regularity and orderliness, unrivalled by anything we meet with in animated matter. We find it controlled by a supremely well-ordered group of atoms, which represent only a small fraction of the sum total in every cell. [...] An organism’s astonishing gift of concentrating a ‘stream of order’ on itself and thus escaping the decay into atomic chaos - of drinking orderliness’ from a suitable environment - seems to be connected with the presence of the ‘aperiodic solids’, *the chromosome molecules, which doubtless represent the highest degree of well-ordered atomic association we know of [...] in virtue of the individual role every atom and every radical is playing here. To put it briefly, we witness the event that the existing order displays the power of maintaining itself and of producing orderly events.*” (Ibid.: 77, m.c.)

Gevolg: Francis Crick en James Watson ontdekken een bevroren (in de zin van Kauffmans bevroren orde) accident: het genoom, het ordelijke deel. Datgene dat tendeert naar wanorde: het organisme, alleen tendeert het iets trager naar wanorde dan dode materie. Trager omdat ze volgens Schrödinger, negatieve entropie, orde, opnemen uit hun omgeving: ze metaboliseren. De aanleiding voor Prigogine (1996) om zijn theorie over dissipatieve structuren te formuleren, orde ontstaat uit chaos.

Conclusie: Dawkins (1982), organismen komen en gaan, maar replicators (bij ons genen) blijven eeuwig bestaan. Natuurlijke selectie is een blinde horlogemaker: het maakt machines die optimaal functioneren. Schrödinger (2000: 92, m.c.):

“We seem to arrive at the ridiculous conclusion that the clue to understanding of life is that it is based on a *pure mechanism*, a ‘clock-work’ [...] This conclusion is not ridiculous and is, in my opinion, not entirely wrong, but it has to be taken with a very big grain of salt.”

Het mechanistische beeld: gegeven de delen, hoe werken ze ? Wel ze werken zeer goed, *alles* heeft een functie. De term evolutie zelf - voor het eerst gebruikt in de zeventiende eeuw in

preformationistische³⁰ kringen - komt van het Latijnse *evolvere*, letterlijk, ontvouwen, onthullen, zich tonen (Richards, 1992: 5). Er is een miniatuurcode die zich slechts ontwikkelt, ontvouwt, actualiseert. Lewontin (2000: 3):

“Biologists speak of genes as ‘blueprints’ and DNA as ‘information’. Indeed, the entire body of modern science rests on *Descartes his metaphor of the world as a machine* [...] as a way of understanding organisms but then generalized as a way of thinking about the entire universe.” “[I]t is really preformationism that has triumphed, for there is no essential difference, but only one of mechanical details, between the view that the organism is already formed from the fertilized egg and the view that the complete blueprint of the organism and all the information necessary to specify it is contained there, a view that dominates modern studies of development.” (Ibid.: 6, m.c.)

Lewontin heeft het over de - wat hij noemt - *metafoor van ontvouwen*. Deze speelt zich af op het niveau van de interactie van het organisme met zijn genen. De potentie van de genen wordt geactualiseerd door natuurlijke selectie (in het begin was dit een alomtegenwoordige kracht, later zoals bijvoorbeeld bij Eigen, is het proces van natuurlijke selectie iets dat zich slechts onder welbepaalde omstandigheden voordoet).

Genen zijn een “*fixed essence*” (Ibid.: 10). Er is een vooraf geprogrammeerde sequentie van ontvouwen. De predeterminatie van het organisme door de genen, leidt op zijn beurt tot het idee dat genen op zichzelf werken, *zelfrepliceren* en proteïnen maken (Ibid.: 11). We zagen reeds dat bij replicatie er echter steeds proteïnen aanwezig zijn die knippen en plakken en het proces in gang zetten en proteïnen kunnen ook op zich, zelfs voor genen bestaan.

Naast de metafoor van ontvouwen hanteert de biologie de metafoor van *adaptatie* letterlijk: “*The proces of fitting an object to the pre-existing demand.*” (Ibid.: 43)

Vroeger, ten tijde van de oorspronkelijke spontane generationisten besproken in het eerste hoofdstuk, was er geen scheiding tussen leven en dood, de hele wereld was beziel, dood kon levend worden. Er was geen scheiding, maar continuïteit tussen het organisme en zijn omgeving, Lamarck bijvoorbeeld, stelde dat eigenschappen van buiten het organisme, deel konden gaan uitmaken van dat organisme en erfelijk kon doorgegeven worden, door zijn wil. Bij Darwin wordt organisme en omgeving gescheiden.

“Darwin created a dramatic rupture in this intellectual tradition by alienating the inside from the outside: by making an absolute separation between the internal processes that generate the organism and the external processes, the environment, in which the organism must operate.” (Ibid.: 42)

Binnen en buiten ontmoeten elkaar slechts door natuurlijke selectie, volgens de klassieke interpretatie. Het organisme werd gegenereerd, ontvouwd (met weliswaar variatie ten gevolge van willekeurige mutatie) door interne processen, extern werd het organisme geselecteerd als het adaptief was aan de omgeving, door eliminatie van de niet-adaptieve organismen.

Hier wordt het organisme aangepast aan iets dat reeds bestaat, terwijl het organisme veeleer zijn omgeving *construeert*. De metafoor van adaptatie van een organisme aan een preëxistente omgeving, beschrijft veeleer de omgeving langs het organisme, dan het organisme zelf (Ibid.: 44) Dit geeft een doordenkertje:

“If ecological niches can be specified only by the organisms that occupy them, evolution cannot be described as a process of adaptation because all organisms are already adapted. Then what is happening in evolution ?” (Lewontin, 1978: 159)

Adaptatie plaatst de *functie* voor de *vorm*, de *essentie* voor de *existentie*. De functionele benadering is het gevolg van *de metafoor van een machine*. Er is een duidelijke causale keten van oorzaak en gevolg tussen vooraf gedefinieerde delen. Het geheel wordt herleid tot zijn delen en men onderzoekt de specifieke functie van de delen. Gegeven een deel is de vraag: *waarvoor* dient het ?

“In biology, this “*what for*” question is not the same as it is in the analysis of the parts of a motorcar or a clock. [...] In the case of the organism there are, of course, general functions such as motion, respiration and reproduction that are common, but there are many particular functions, peculiar to different life forms, that cannot be known in advance. In addition it is by no means true that every part serves a function. Many features of organisms are the epiphenomenal consequences of developmental changes or the functionless leftovers from remote ancestors.” (Lewontin, 2000: 81, m.c.)

Functie wordt steeds herleid tot de delen, boven zagen we reeds twee functies van leven: replicatie en metabolisme. De delen verantwoordelijk hiervoor, respectievelijk genen en proteïnen. Zowel genen als proteïnen bestaan uit materie, het reductionisme boven aangehaald benadrukt de delen. Dit zorgt voor het idee dat de functie deel uitmaakt van de delen en dus substantie heeft of anders gezegd, dat replicatie en metabolisme een inherente eigenschap zijn van het deel, dat slechts ontplooid wordt.

De waarvoor-vraag en de wat-vraag zijn hetzelfde. En dit geeft het beeld van een één-één overeenstemming tussen gen en eigenschap en leidt tot het idee dat de eigenschap slechts dient ontplooid te worden, alle nodige informatie om een organisme te vormen, zit in het genoom dat slechts geactiveerd wordt.

Probleem met dit alles volgens Stuwart (1999: 88):

“Nobody is silly enough to think that an elephant will only fall under gravity if its genes tell it to do so, but the same underlying error can easily be made in less obvious circumstances.”

Echter, Lewontin (2000: 74):

“The difficulty of the problem is not that we lack some crucial bit of knowledge, but that we do not know how to frame the questions.”

Binnen de fysica is er een verschuiving opgetreden in de hoe-vraag. De vraag is niet langer: hoe werken de delen, wat resulteert in de opsomming van functies, maar: hoe zijn de delen georganiseerd? Capra bijvoorbeeld (1997: 38), duidt deze overgang als ‘voorwerp-achtergrond-verschuiving’ [zie figuur 16].

Er is nog steeds de hoe-vraag, maar de nadruk wordt niet meer gelegd op de delen, wat de delen zijn, is niet altijd duidelijk, of beter: we kiezen ze zelf.

“For biological systems, because of the hierarchy of functions and because of the multiple intersecting causal pathways, the determination of parts is made only after the appropriate ‘whole’ is defined.” (Lewontin, 2000: 79)

Neem bijvoorbeeld genen. Als we deze uiteen halen komen we tot nucleotiden en deze zijn samengesteld uit moleculen die zich laten opdelen in atomen. Wat we een substantie noemen is daarbij arbitrair, we kunnen zeggen dat de atomen een substantie zijn, of we kunnen zeggen dat de moleculen wanneer ze op een specifieke manier georganiseerd zijn en we ze nucleotiden noemen, substanties zijn.

De nadruk wordt gelegd op de relaties tussen de delen, meer bepaald, het organisatiepatroon in plaats van de structuur, de *context* waarin atomen zich bevinden. De vraag is niet, wat is leven, als we DNA herleiden tot zijn bestanddelen kunnen we nergens duiden welk deel de belichaming is van informatie. Informatie is *geen inherente eigenschap* van een gen, maar een eigenschap die *emergeert* door de specifieke organisatie van een reeks nucleotidebasen. En het woord is emergeren, niet ontstaan, want als de specifieke organisatie verdwijnt, verdwijnt de informatie. Een gen is een reeks nucleotiden op een specifieke manier georganiseerd en deze zijn moleculen die op een specifieke manier georganiseerd zijn. Er is geen nieuw gevormde substantie die achterblijft als we genen uiteen halen.

“Perhaps the biggest of these questions is whether life fundamentally differs from inorganic matter and processes or whether it is just a rather striking example of entirely normal inorganic processes that have gathered momentum, like a runaway train, until their consequences have dominated the history of our planet. It is too easy to be overwhelmed by the amazing *consequences* of living processes and to imagine that the processes themselves must be as amazing as their consequences. How different are the inorganic and organic worlds, *really*? (Stewart, 1999: 7)

En het antwoord:

“... it now seems very clear that the difference between life and non life is one of organisation, not of component parts. [...] It is how the parts are organised. [...] [I]t is a process that can occur only when the parts are suitably organized [...]. None of this

explains life, but it does help us to see what kind of thing life is: a process, not a substance.” (Ibid.:10)

En dit is een paradigmashift. De functie komt niet voor de vorm, wat ons onmiddellijk doet afstappen van teleologische ideeën als adaptatie, antropische principes, enzovoort. De vorm en de inhoud zijn hetzelfde. De manier waarop de delen georganiseerd zijn, de context, geeft onmiddellijk de inhoud. En wat betreft die vorm, steekt het niet zo nauw, niet zozeer de elementen, maar de organisatie tussen de elementen is belangrijk.

Vandaar dat ik prefereer de vraag te stellen, wanneer, of nog beter: vanaf wanneer, houdt men op dood te zijn. Dit benadrukt een overgang, eerder dan het ontstaan van een nieuwe substantie. De nieuwe vraag is: vanaf wanneer en het interessante aan deze vraag is dat ze op verschillende manieren kan geïnterpreteerd worden: vanaf wanneer kan betrekking hebben op organisatie en tijd, maar bovenal impliceert ze overgang.

Natuurlijke selectie en adaptatie en de begrippen potentie en essentie gaan hand in hand. Alle nieuwe eigenschappen, gedragingen, zelfs genen lijken in potentie aanwezig te zijn bij het eerste leven, want een nieuw gen is ten slotte een mutatie van een oud. Zelfs nieuwe variaties lijken reeds in potentie aanwezig te zijn, omdat variaties op hun beurt het gevolg zijn van mutaties van reeds bestaand genetisch materiaal. Een gen dat bijvoorbeeld bij mensen zou leiden tot depressies zou ook reeds aanwezig zijn bij bacteriën (zie bijvoorbeeld Polk, 2002). Nu kan ik mij net als Polk moeilijk een bacterie met een depressie voorstellen. Potentialiteit is een overbodige term die vanwege zijn essentialistische connotaties beter vervangen wordt door een contextbegrip. De eerste genen dragen niet in potentie de mensen die vandaag bestaan en eventueel depressies kunnen krijgen. We leven slechts in een geactualiseerde wereld, in gerealiseerde toestanden. Het is niet zinnig te spreken over potentie, over bijvoorbeeld een gen voor depressie, een gen dat in potentie een depressie kan teweegbrengen. Depressie is geen eigenschap, die inherent gedragen wordt door een gen, waarbij dat gen op zijn beurt gedragen door een organisme, geactualiseerd kan worden. Eigenschappen zitten niet in genen, maar ontstaan, emergeren, ten gevolge van de specifieke relatie die nucleotiden onderling aangaan en de proteïnen die ze coderen, die op hun beurt organische weefsels vormen, enzovoort.

Daarbij ontstaan, emergeren, omwille van die onderlinge relaties, nieuwe eigenschappen die niet te reduceren zijn tot de delen op zich. Eigenschappen zijn niet inherent aan een deel, maar exherent aan een deel en inherent aan de relatie tussen de delen. Polk (2002) ontwikkelde hiervoor de formule $a + b$ geeft $\alpha(a + b)$. Als twee delen een reactie aangaan, emergeert een nieuwe eigenschap (α), die niet te reduceren is tot de afzonderlijke delen.

Anders gezegd, eigenschappen zijn exherent aan de delen op zich en emergeren naargelang een situatie, een context die ontstaat ten gevolge van de specifieke relaties die de delen onderling aangaan. Een zygote bijvoorbeeld draagt niet in potentie, of is niet in potentie een mens. Als de zygote zich echter in een bepaalde context bevindt, in een bepaalde situatie, dan zal er een mens uit emergeren. Daarbij moet de context relatief stabiel zijn waardoor het gelijke het gelijke zal voortbrengen. Hoe het komt dat een mens een mens

voortbrengt ligt niet in deze zijn genen, maar is het gevolg van de context waarin deze genen gebracht worden. Een potentiebegrip wordt hierbij overbodig.

Dat genen niet coderen voor eigenschappen is een stelling die we ook bij Van Bendegem (1998, 21) vinden. Zeggen dat een “gen-voor-x” een bepaald “gedrag x” veroorzaakt, kan beter vervangen worden door:

“[...] het complex geheel van genetisch materiaal dat te vinden is op de diverse plaatsen op het menselijk chromosoom maakt het mogelijk dat, via de decodering en de beschikbaarheid van de nodige chemische en biologische materialen, die producten kunnen aangemaakt worden die, gegeven een aantal basisprocessen die reeds aanwezig moeten zijn en gegeven dat in de omgeving de juiste voorwaarden vervuld zijn om de uiting van het gedrag x mogelijk te maken, aanleiding geven tot gedrag x.”

Punt van dit alles is dat als we niet willen vervallen tot een essentialisme, we moeten denken in termen van emergentie. Wat is emergentie ?

Emergentie heeft niets van doen met mystiek, we zijn het boven reeds tegengekomen bij de bespreking van de symmetriebreking bij Dyson en de autokatalytische netwerken van Kauffman (1996: 24):

“Life, in this view is an emergent phenomenon arising as the molecular diversity of a prebiotic chemical system increases beyond a threshold of complexity. If true, then life is not located in the property of any single molecule - in the details - but is a collective property of systems of interacting molecules. Life, in this view emerged whole, and has always remained whole. Life, in this view, is not to be located in its parts, but in the collective emergent properties of the whole they create. [...] A set of molecules either does or does not have the property that it is able to catalyse its own formation and reproduction from some simple food molecules. No vital force or extra substance is present in the emergent, self-reproducing whole. But the collective system does possess a stunning property not possessed by any of its parts. It is able to reproduce itself and evolve. The collective system is alive. Its parts are just chemicals.”

Het is dit wat ik bedoel met een kwantitatieve overgang dat op een hoger - en liever - *later* niveau een kwalitatieve verandering teweegbrengt.

Emergentie heeft te maken met dynamische systemen ver uit evenwicht en is wetenschappelijk te vatten in de chaostheorieën, complexiteitstheorieën en kwantum mechanica, waarbij ik verwijs naar de werken van Prigogine (1996), Kauffman (1996), Stuart (1999) en Bricmont (1995).

4.4. Hongerige cellen of zelfzuchtige genen ?

“All beings alive today are equally evolved. All have survived over three thousand million years of evolution from common ancestors. There are no ‘higher’ beings, no ‘lower animals’, no angels, and no gods. [...] Even the ‘higher’ primates, the monkeys and apes, in spite of their name [...] are not higher. [...] Yes, humans have indeed evolved, but not just from apes or even from other mammals. We evolved from a long line of progenitors, ultimately from the first bacteria. Most evolution occurred in those beings we dismiss as ‘microbes’. All life, we now know, evolved from the smallest life-forms of all, bacteria. [...] My claim is that, like all other apes, humans are not the work of God but of thousands of millions of years of interaction among highly responsive microbes. This view is unsettling to some. To some it is frightening news from science, a rejectable source of information. I find it fascinating: it spurs me to learn more.”

(Margulis, 1999: 4-5)

Hieronder worden de tweede en de derde kwalitatieve verandering besproken: respectievelijk de overgang van pro- naar eukaryoten ten gevolge van symbiogenese en de verschillende manieren van voortplanting die ontstaan door de verschillende symbiotische emergenties.

4.4.1. De seriële endo-symbiotische theorie

“[...] [Endo-symbiogenesis is] a relationship in which one being - microbe or larger - lives not just near (nor even permanently on) another, but *inside* it. In endosymbiosis, organic beings merge.”

(Margulis en Sagan, 2000: 120, m.c.)

De grootste deling die men tussen organismen kan maken is die tussen eukaryoten en prokaryoten. *Prokaryoten* - letterlijk, voor de kern (nucleus), zijn alle organismen die bestaan uit cellen zonder celkern. Binnen deze groep bevinden zich alle bacteriën en Archae. Bacteriën dragen hun genetisch materiaal los in het cytoplasma van hun cel en hun genetisch materiaal zelf is ook niet georganiseerd in chromosomen. *Eukaryoten* - letterlijk, een echte kern. Alle protisten-, planten-, dieren- en fungale cellen bezitten een nucleus, met daarin het genoom. Naast dit genoom, bezitten ze in het cytoplasma (celvocht) van hun cel ook organellen, kleine cellichaampjes, waarvan er vier typen zijn: mitochondria, plastiden, chloroplasten en cilia (staarten).

De neodarwinistische synthese combineert de theorieën van Darwin en Mendel. Evolutie ten gevolge van willekeurige mutatie, natuurlijk geselecteerd, gecombineerd met de erfelijkheidsgenetica van Mendel. Deze theorieën hebben betrekking op de genen aanwezig *binnen* de celkern, anders gezegd, de nucleus van eukaryoten.

De organellen, die zich bevinden binnen het cytoplasma van de cel, bezitten ook genetisch materiaal en deze spelen een rol in de erfelijkheid op een non-mendeliaanse manier.

Het begin van de twintigste eeuw deelt zich op tussen mendeliaanse genetici die de werking van de genen binnen de nucleus onderzoeken en cytoplasmische genetici, die de genen buiten de nucleus, in de organellen bestuderen. Kennis, echter, was niet gelijk verdeeld. Margulis vat de mentaliteit van toen zeer krachtig samen door het citeren van een toenmalig wetenschapper, Boris Ephrussi:

“‘*There are two kinds of genetic systems, nuclear and unclear.*’ [Ephrussi] Of course by ‘unclear’ he meant cytoplasmic.” (Margulis, 1999: 25)

En voor Morgan, bijvoorbeeld, was de zaak duidelijk:

“ ‘*From the point of view of heredity, the cytoplasm of a cell can safely be ignored.*’ Even when I first read this statement confidently uttered by T.H. Morgan a Colombia professor and key player in the foundation of genetics, in 1945, I considered it an arrogant oversimplification. Cell heredity, both nuclear and cytoplasmic, always must be considered for the entire cell, the entire organism.” (Ibid.: 29)

Wetenschappers van toen gingen zich derhalve maar concentreren op de nucleus, enkel zij hadden, in navolging van Mendel, betrekking op evolutie. Daarbij vergaten ze de organellen.

Alle organellen echter spelen een rol in de erfelijkheid op een non-mendeliaanse manier (niet via de nucleus).

Groene algen en plantencellen bevatten cellichaampjes, *chloroplasten*, die ervoor zorgen dat via fotosynthese, zonlicht wordt omgezet in voedsel en chemische energie. Ze bezitten hun eigen genen die *enkel* worden doorgegeven via de moeder. Chloroplasten maken planten groen. In de jaren zestig werd waargenomen dat groene vrouwelijke planten, gekruist met witte mannelijke, vaak leidden tot enkel groene planten. Doch bij diezelfde planten, is het zo dat, bij groene mannelijke planten, gekruist met witte vrouwelijke, er alleen maar witte planten uit de zaadjes komen.

Mendel stelt, dat genen (in de nucleus) van zowel de moeder als de vader, een gelijke rol spelen in de erfelijkheid en wat betreft dominante en recessieve eigenschappen heeft men een 3-1 ratio. Met andere woorden er moesten bij die eerste kruising van planten, ook witte planten voorkomen en bij die tweede kruising groene. Maar dat gebeurde dus niet, wat bewijst dat de celkern hier niets mee te maken heeft en Mendel dus ook niet. Chloroplasten wel.

Ook *mitochondria* bijvoorbeeld, worden *enkel* doorgegeven langs de moeder. Mannen bezitten ook mitochondria in hun somatische cellen, die ze verkregen langs de eicel van hun moeder. Spermatozoïden echter bezitten geen mitochondria. Mitochondria stellen een cel in staat te leven in een zuurstofrijke omgeving.

Toch werd de nadruk eentonig gelegd op de genen aanwezig in de nucleus en al die andere wetenschappers, de celgenetici, werden dan maar naar de achtergrond geschoven - kennis van organellen die er eigen genen op nahielden, werd een leuk weet-je-dat-je, meer niet. Margulis (1999: 32):

“That the egg or the plant cell is not simply a bag that holds the nucleus with its all-important genes was clear to me, as it was to the geneticist predecessors whose work I had read. T.H. Morgan’s advice to ignore the cytoplasm seemed to me, even then, simply denial.”

Sommige theoretici gingen ervan uit dat de genen buiten het cytoplasma ‘naakte’ genen waren die zich hadden afgescheiden van de nucleus. Dit is niet het geval, organellen bezitten een dubbel membraan, één van zichzelf en één membraan van de cel. Vraag is, vanwaar komt dit membraan ?

“As I reviewed the literature on cytoplasmic genes, it became obvious that at least three classes of membrane-bounded organelles (plastids, mitochondria, cilia), all outside the nucleus, resembled bacteria in their behaviour and metabolism. Indeed, differentiating between a bacterium trapped in a cell and an organelle inherited as part of a cell seemed to me, in some cases, impossible. A trapped blue-green bacterium that shed its wall to reside and grow comfortably in the cytoplasm of a plant cell seemed to be exactly the organelle everyone called a chloroplast.” (Ibid.: 37-8)

Zowel mitochondria als plastiden lijken op bacteriën wat betreft hun vorm en grootte. Deze organellen reproduceren zich, waardoor hun chromosomen soms zichtbaar zijn, in het cytoplasma, maar nooit in de nucleus. Beide organellen hun chromosomen prolifereren zich en reproduceren zich binnen de cel en ze doen dit op verschillende tijdstippen en op een andere manier dan de celkern (non-mendeliaans).

Het DNA van deze organellen zorgt eveneens voor het synthetiseren van proteïnen en dit gebeurt binnenin deze organellen, net zoals bij de bacteriën. (Ibid.: 50-3)

Alle organellen van eukaryotische cellen lijken in gedrag en metabolisme op bacteriën, prokaryoten. En dit is omdat ze ooit op zich levende bacteriën waren. Margulis’ theorie stelt dat de belangrijkste evolutionaire ontwikkelingen zich hebben doorgevoerd op het niveau van de protoctisten, de eerste eukaryotische wezens, waaronder protisten.

Twee verschillende bacteriën hebben zich samengevoegd door symbiogenese en hebben zo de protoctisten doen ontstaan. Deze eerste eukaryoten (unicellulaire protisten) hebben zich dan samengevoegd met andere prokaryoten. Van daaruit evolueerden dan de drie resterende rijken (planten, fungi en dieren).

Alle eukaryotische cellen, zoals wij die vandaag kennen, zijn ontstaan, eerst door het samensmelten van prokaryoten onderling, waardoor de eerste eukaryoot, de protoctist, ontstond. Dan door het samenvoegen van prokaryoten en die eerste eukaryoten, waardoor de

organellen van de eukaryoten ontstonden. Dit alles door symbiogenese, individualiteit door incorporatie.

Het eerste leven, voor Margulis, was de bacterie. Pas door zich te differentiëren van zijn omgeving door een membraan, konden deze ontstaan. Bacteriën zijn individuen, ze kunnen meer zelden maken, maar kennen geen individualiteit. Dit wil zeggen: bacteriën kennen geen soorten. Bacteriën worden onderverdeeld in *typen*.

Kenmerkend aan bacteriën is dat zij in staat zijn tot *horizontale doorgave* van genen. Als twee bacteriën elkaar toevallig ontmoeten, slaan ze een brug en wisselen ze genen uit [zie figuur 17]. Bacteriën doen aan genfusies en alleen maar genfusies. Bij zo'n fusie kan de bacterie veranderen, zijn identiteit verliezen. De wereld van bacteriën ziet er als volgt uit:

“Imagine that in a coffee house you brush up against a guy with green hair. In so doing, you acquire that part of his genetic endowment, along with perhaps a few more novel items. Not only can you now transmit the gene for green hair to your children, but you yourself leave the coffee shop with green hair. Bacteria indulge in this sort of casual, quick gene acquisition all the time. Bathing, they release their genes into the surrounding liquid. If the standard definition of species, a group of organisms that interbreed only among themselves, is applied to bacteria, then all bacteria belong worldwide to a single species.” (Margulis en Sagan, 2000: 93)

Individualiteit ontstond pas bij het ontstaan van *soorten*, breed opgevat zoals in bovenstaand citaat. Margulis verwerpt daarmee dus de stelling van Eigen dat genen reeds individuen zijn. Dit concept is pas toepasbaar op het niveau van de soorten, op zijn beurt een concept slechts toepasbaar bij eukaryotische organismen. Binnenin soorten is er een *verticale doorgave* van genetisch materiaal, horizontale doorgave, zoals bij bacteriën, is niet langer mogelijk. De genen worden doorgegeven aan de volgende generatie, langs cellen, door celfusies. Deze individualiteit ontstond door de incorporatie van genen in een nucleus, die horizontale doorgave onmogelijk maakt. De wereld van de eukaryoten:

“As we shall see, this sequestering of precious genetic material inside a special membrane and the firm binding of DNA into a particular sequence in a particular chromosome limited the genetic promiscuity that was and still is accepted practice in the bacterial realm.” (Ibid.: 116)

Symbiogenese doet dus - in brede zin - soorten ontstaan. Margulis (1999: 8):

“Although Darwin entitled his magnum opus *On the Origin of Species*, the appearance of new species is scarcely even discussed in his book. Symbiosis [...] is crucial to an understanding of evolutionary novelty and the origin of species. Indeed, I believe the idea of species itself requires symbiosis. Bacteria do not have species. No species existed before bacteria merged to form larger cells including ancestors to both plants and animals. [...] [L]ong-standing symbiosis led first to the evolution of

complex cells with nuclei and from there on to other organisms such as fungi, plants, and animals.”

Wat is nu symbiogenese ?

Symbiose is iets dat zich overal voordoet. Symbiose is het samen leven van verschillende soorten die met elkaar in fysiek contact staan, letterlijk lichamelijk elkaar aanraken. Onze oogleden, onze huid, onze darmen, heel ons lichaam wordt bedolven door bacteriën die er leven. Vlooien leven op de huid van dieren, honden hebben vaak wormen in hun darmen, mensen kunnen die overnemen,... Dit allemaal is symbiose, een fysiek contact tussen soorten, dat zeer vaak noodzakelijk is voor de overleving van die verschillende soorten.

Symbiogenese dan, is een evolutionaire term en refereert aan de oorsprong van nieuwe organismen die ontstaan, door lange termijn of permanente symbiose, waarbij de symbionten niet enkel naast of op elkaar, maar in elkaar leven.

Symbiose doorgedreven leidt tot symbiogenese. Bepaalde bacteriën hebben een permanente symbiose gevormd en hebben tot de genese van eukaryoten geleid.

Belangrijk hierbij is dat symbiogenese zich niet enkel afspeelt op het niveau van prokaryoten onderling: protocysten zijn reeds eukaryoten die fusioneren met prokaryoten. Protocysten bevinden zich tussenin.

4.4.2. Een vergelijking met het neodarwinisme en neolamarckisme

Margulis ‘theorie wordt verre van door iedereen aanvaard, het zijn slechts bepaalde aspecten die worden aangenomen door de moleculaire biologie. Meer bepaald, dat de organellen van een cel ontstaan zijn door symbiogenese, niet de nucleus zelf.

Dat deel van haar endo-symbiotische theorie wordt vandaag de dag dus algemeen aanvaard. Maar dit is echter niet genoeg voor haar:

“[T]he full impact of the symbiotic view has yet to be felt. And an idea that new species arise from symbiotic mergers among members of old ones is still not even discussed in polite scientific society.” (Margulis, 1999: 9)

Soorten, hier in de brede betekenis. Symbiogenese verschilt van het neodarwinisme omdat het in plaats van een vertakkingspatroon, een patroon vertoont van samenvoeging en terugkoppeling. Symbiogenese is het *samenvoegen* van *bestaande* organismen.

Darwinisten stellen dat soorten *uiteengaan*: bestaande soorten, deze hun leden gaan door natuurlijke selectie zo genetisch van elkaar verschillen dat die verschillende leden niet meer seksueel met elkaar kunnen omgaan, waardoor men een nieuwe soort krijgt. De eerste soort gaat dus uiteen in verschillende nieuwe soorten, ze noemen dat ‘branching’: het beeld van een omgekeerde kerstboom, is compatibel met de evolutionaire boom.

Margulis stelt dat verschillende *typen* bacteriën zijn *samengekomen*, zich zijn gaan samenvoegen, dat met andere woorden wortels van bomen die naast elkaar leefden zich zijn gaan samenvoegen om een stam te vormen.

Pas door het bijeenkomen van die wortels (bacteriën die typen, maar geen soorten kennen) en het ineenstrikken van die wortels tot een stam, (protocysten, de eerste eukaryoten, die zich voortplanten door mitose) zijn de dikke takken kunnen ontstaan. Een stam voedt takken door zijn verbinding met wortels. Protocysten hebben zich samengevoegd met andere bacteriën, wortels, waaruit de overige drie rijken - planten, dieren en fungi - de takken, zijn geëvolueerd.

Bacteriën zijn niet enkel oorzaak van ziekte en dood, ze kunnen ook nieuwheid brengen. Het feit dat er überhaupt soorten zijn, iets wat bacteriën niet kennen, is dankzij diezelfde bacteriën die in elkaar gekropen zijn. Was dit niet gebeurd, dan was het bij bacteriën gebleven. Het is dus symbiogenese, niet natuurlijke selectie, maar symbiogenese dat iets nieuws brengt in Margulis' visie (Ibid.: 11-2, m.c.):

“Living beings defy neat definition. They fight, they feed, they dance, they mate, they die. At the base of the creativity of all large familiar forms of life, symbiosis generates *novelty*. It brings together different life-forms, always for a reason.”

Dit is al een eerste deel van haar theorie, waar vele wetenschappers hun haren van omhoog gaan staan. Maar in bovenstaande werd reeds gesteld dat genen zorgen voor conservatisme, eenmaal genesteld in een organisme, streven ze naar zelfbehoud van henzelf en het organisme waar ze deel van uitmaken. Vanaf dan is het slechts een variatie op een bestaand thema, maar iets totaal nieuw ontstaat niet meer, wat anders is en bijgevolg nieuw, wordt geweerd. In de woorden van Kauffman, er is een tendens van het suprakritische naar het subkritische, natuurlijke selectie brengt hen daar.

Maar Margulis doet er nog een schepje bovenop, wat tegenhangers van haar hun tenen echt doet krullen, namelijk:

“Symbiogenesis is a kind, but not the notorious kind, of Lamarckianism. ‘Lamarckianism’, named for Jean Baptiste Lamarck, who the French claim was the first evolutionist, is often dismissed as ‘inheritance of acquired characteristics’. In simple Lamarckianism, organisms inherit traits induced in their parents by environmental conditions, whereas through symbiogenesis, organisms acquire not traits but entire other organisms, and of course, their entire sets of genes! I could say, as my French colleagues often have, that symbiogenesis is a form of neo-Lamarckianism. Symbiogenesis is evolutionary change by the inheritance of acquired gene sets.” (Ibid.: 11)

Dit gaat voor velen te ver: we moeten aannemen: (1) dat we van bacteriën komen, dat we eigenlijk bestaan uit cellen die zijn samengesteld uit bacteriën, wat van ons niet meer dan één megamicrobe maakt (uiteraard niet letterlijk te lezen, we zijn geen grote eencelligen; maar het contrasteert duidelijk met een beeld van een mensgod); (2) dat Darwins ideeën niet de

belangrijkste oorzaak van evolutie zijn, natuurlijke selectie is niet zo belangrijk als symbiogenese bij het ontstaan van iets nieuw; (3) Mendel krijgt ook nog wel een deel van de koek, maar er zijn ook non-mendeliaanse processen (buiten de celkern) die een rol spelen bij erfelijkheid; en (4) alsof dit allemaal nog niet erg genoeg is, brengt Margulis er die tot vervelens toe verworpen Fransman nog eens bij, nu erven organismen niet enkel verbeterde eigenschappen van hun ouders, ze erven zomaar ineens organismen in hun geheel.

Dat echter, is in de grond wel waar het op neerkomt, behalve dan dat neolamarckisme. Neodarwinisten (neo, niet Darwin zelf) gaan ervan uit dat we enkel genetisch materiaal erven, de helft van de moeder, de helft van de vader, op een mendeliaanse manier. Daarbij erkennen ze wel de overerving van mitochondriaal DNA langs de lijn van de moeder, maar dit wordt niet belangrijk geacht om Darwins processen te verklaren.

Lamarck zei, in die tijd nog niet op de hoogte van het bestaan van genen, dat elementen van buiten het organisme, opgenomen en doorgegeven konden worden aan de volgende generatie, door toedoen van de wil van het organisme.

Toen daarna genen (toen factoren) en hun werking ontdekt werden door Mendel en nog iets later Mendel ontdekt werd, bleek dat Lamarck veel te snel ging. Genen waren een deel van het organisme van bij de geboorte, het was niet zo dat nieuw genetisch materiaal zich kon vormen tijdens het leven en dat dit genetisch materiaal ook onmiddellijk aan de volgende generatie kon doorgegeven worden. Het enige 'nieuwe' materiaal dat kan ontstaan zijn puntmutaties van reeds bestaande genen, die, als de mutaties zich voordoen in de seksellen, mogelijk doorgegeven worden naar de volgende generatie. Genen werden enkel doorgegeven tijdens de voortplanting en zo ontstonden nieuwe combinaties, van (meestal) reeds bestaand genetisch materiaal. Het was niet zo dat er tijdens de ontwikkeling van een individu er zich nieuw genetisch materiaal ging vormen dat ook kon doorgegeven worden. Enkel de genen gekregen van de ouders werden en dan nog maar voor de helft, doorgegeven. Sommigen - en dat is dan Darwin - hadden door hun specifieke combinatie van genen betere overlevingskansen dan anderen. Die betere wezens konden dan nieuwe combinaties vormen, juist omdat ze overleefden en zich dus konden voortplanten, de anderen waren al lang dood voor ze dit konden. Zo verdwenen na een tijdje genen die niet adaptief waren, simpelweg omdat de dragers van die genen niet lang genoeg leefden om hun genen door te geven. Dus uiteindelijk kwam er ook een verbetering: datgene dat adaptief was werd geselecteerd, alleen niet zo snel als Lamarck.

Margulis gaat niet zo traag als Darwin en ook niet zo snel als Lamarck, ze gaat nog veel sneller dan deze laatste. Organismen erven niet alleen verkregen eigenschappen van hun ouders, die zij verkregen van buiten. Organismen, hier de protisten, erven volledige genomen. Dit is evenwel geen neolamarckisme. Lamarck is een theorie van directe adaptatie, organismen 'weten' wat goed voor hen is, de bacteriën zouden doelbewust in elkaar kruipen met als doel samen een nieuw organisme te maken, ze zouden dit willen, ze zouden dit zelfs zien als een verbetering van hun bestaan. De wil van die eerste protoctisten echter, heeft hier niets mee te maken. Er is steeds een directe oorzaak, die het noodzakelijk maakt om te gaan samenhokken. Honger is de voornaamste oorzaak dat de organismen in elkaar kruipen, om eerst en vooral henzelf in leven te houden. Ze doen dit niet met het idee om samen op lange

of korte termijn een nieuw organisme te vormen. Bacteriën eten soms elkaar op. Symbiogenese dan, is eigenlijk niet meer dan een kannibale bacterie die lijdt aan een indigestie: bij het opeten van een andere bacterie is er een deel van die donor op haar maag blijven liggen. De meesten gingen er uiteindelijk aan dood, maar af en toe konden ze elkaars metabolisme gebruiken. Ze konden ondanks, of soms zelfs dankzij elkaar blijven bestaan.

Symbiose was echter geen optie en symbiogenese deed zich, *ongewild* voor, een ongeluk, er was geen weg terug. Het is inderdaad het geval dat er volledige nieuwe genomen worden geërfd, een verworven eigenschap, maar de wil van een organisme heeft hier niets mee te maken.

Veeleer dan dat evolutie van in het begin gedirigeerd wordt door zelfzuchtige genen, kunnen we daarom stellen dat evolutie vooral ontstaat door hongerige cellen.

4.4.3. De groene algencel

“The [bacterial] genes are a palpable legacy of a violent, competitive, and truce-forming past. Bacteria, long ago, which were partially inside the bodies of others, became organelles.”

(Margulis, 1999: 48)

Een voorbeeld is de groene algencel, door Margulis (1999: 48-53) besproken. Deze groene algencel is ontstaan door het samenvoegen van vier bacteriën die ook vandaag nog op zich bestaan. De vier typen bacteriën verschilden sterk van elkaar en dat is vandaag nog steeds te zien in die cel. Zelfs de volgorde waarin de vier bacteriën zich hebben samengevoegd kan uit de cel worden afgeleid, vandaar de term ‘serieel’ in SET: het refereert aan de volgorde van fusioneren, volgens een bepaalde sequentie. Als symbionten volledig fuseren en er daardoor een nieuw organisme ontstaat kan men spreken van symbiogenese.

Dit samengaan van ooit onafhankelijke individuen is voor Margulis dé sleutel tot evolutie, belangrijker dan welke evolutietheorie ook.

Bij het samenvoegen van deze bacteriën verloren velen hun vroegere individualiteit, maar door diezelfde incorporatie vormden ze samen een nieuw individu.

“My theory of the symbiogenetic origin of plant, animal, and other cells with nuclei employs four provable postulates. All four involve symbiogenesis, incorporation, and body fusion by symbiosis. The theory precisely outlines the steps that must have occurred in the past, especially in relation to the bright green cells of plants.” (Ibid.: 44)

We keren 2 biljoen jaar terug in de tijd [zie figuur 14].

Het eerst was er de fusie tussen een archaebacterie (thermoacidofiel) en een zwemmende bacterie (spirocheten) [zie figuur 18]. Het eerste eukaryotische organisme ontstond, een cel

met *celkern*: een zwemmende protist. Zwemmend, want het kreeg, door die hechting, een staart. Samen werden ze de twee basisbestanddelen van het nucleocytoplasma.

Protisten zijn anaërobe: zuurstof is voor hen vergif. Ze leven ook vandaag nog, in zuurstofarme of zuurstofloze omgevingen, zoals rotsen bijvoorbeeld. Protisten zijn unicellulaire organismen die een nucleus hebben en zich voortplanten door *mitose*.

De organellen van de eukaryotische cel ontwikkelden zich na de celkern. Nadat mitose ontstaan was in die zwemmende protisten, heeft een ander type bacterie, dat op zich bestond en in staat was zuurstof 'in te ademen' (paracocci), zich gefuseerd met het vorige. Zo ontstonden grotere en meer complexe cellen. De tweede samensmelting: die waar de zwemmende anaërobe de zuurstof-ademer erbij kreeg, maakte het mogelijk dat men kon overleven in een omgeving die steeds zuurstofrijker werd. *Mitochondria* (organellen met eigen genetisch materiaal die zich bevinden in de cel, buiten de celkern) ontstonden hierdoor.

Dus twee bacteriën, werd een protist, kreeg er één bacterie bij.

Als laatste in de reeks trachtten deze zuurstofademers fotosynthetische bacteriën (*cyanobacteriën*) op te eten maar faalden ze te verteren. Daaruit volgde dan een letterlijke incorporatie, waarbij de onverteerde cyanaobacteriën overleefden en er symbiogenese uit volgde. Deze bacteriën werden de *chloroplasten* van de cel en als vierde partner zorgden ze voor het ontstaan van zwemmende groene algen, de voorouders van de planten. De genoemde bacteriën leven vandaag ook nog steeds op zich (Ibid.: 44-8).

Zo zijn de algen dus ontstaan, door symbiogenese: het samenvoegen van ooit onafhankelijke bacteriën die letterlijk in elkaar kruipen en hieruit emergeert een nieuw individu.

Het is, in tegenstelling tot adaptatie bij Lamarck en Darwin, geen teleologische idee: het is niet zo dat het wenselijk was voor die bacteriën om te gaan samenhooken. Dat kan afgeleid worden uit het feit dat alle vier die bacteriën vandaag de dag nog steeds bestaan, op zich. Cyanobacteriën bijvoorbeeld, bestaan op zich in water en zorgen ervoor dat water groen ziet, of ze zijn die groene schimmels die men ziet in zwembaden,... Deze bacteriën zijn ook met andere partners als symbionten gaan samenleven: in groene planten, bladeren van bomen,...

Het verschilt dus duidelijk van ideeën zoals waarin gesteld wordt dat alles in functie staat en leidt tot, erop gericht is te leiden naar die nieuwe organismen. Was dit het geval, dan zouden we waarschijnlijk deze bacteriën vandaag niet onafhankelijk zien leven, dan waren ze allemaal een permanente symbiose gaan vormen of waren ze uitgestorven.

Margulis heeft bewezen voor haar SET, drie van de vier partners zijn reeds experimenteel geïdentificeerd, de spirocheten blijven slechts een vooronderstelling.

De verschillende samenvoegingen laten sporen na die vandaag te zien zijn in de cel. Zoals kosmologen in het verleden kijken en resten vinden van wat er gebeurd is en ze dit vrij 'accuraat' kunnen doen tot op een paar seconden na de big bang, zo ook is de cel iets zeer conservatief, waarin men sporen vindt van de verschillende celfusies, via de *vergelijkende sequentieanalyse*. We zijn *biochemische musea*.

Een miljoen jaar later bezitten de organellen (mitochondria en chloroplasten) nog steeds hun eigen - weliswaar wat vervormd - DNA en dit DNA komt voor het merendeel nog sterk overeen met dat van de ooit onafhankelijk levende bacteriën waaruit ze zijn ontstaan, veel meer dan met het DNA in de nucleus.

Experimenten die eerst het DNA van de nucleus vergeleken met het DNA van de organellen en dan het DNA van de organellen met het DNA van de op zich levende bacteriën bewezen de bacteriële oorsprong van plastiden (de algemene noemer voor chloroplasten) en mitochondria. Deze experimenten bewezen dus dat die organellen geen naakte genen waren afkomstig van de nucleus. Dit is fout bewezen, wat betreft de chloroplasten en mitochondria, hun bacteriële oorsprong staat vast. Dit deel van haar theorie wordt dan ook algemeen aanvaard. Chloroplasten komen van cyanobacteriën en mitochondria van paracocci (proteo- en purperbacteriën) (Ibid.: 50).

En het blijft ook niet bij algen alleen, alle genen die zich binnen het cytoplasma van dieren- planten en fungale cellen bevinden zijn niet louter naakte genen, maar genetisch materiaal afkomstig van bacteriën die ooit op zich leefden en zich vervoegden met protisten. De chloroplasten van alle planten zijn naaste verwanten van vandaag levende cyanobacteriën. Alle mitochondria, van zowel dieren als planten, zijn naaste verwanten van die zuurstofademende bacteriën. Het zijn de zwemmers, de spirocheten, die zich zouden hebben samengevoegd met die thermoacidofielen, waardoor de nucleus van alle eukaryoten gevormd werd, wat niet aanvaard wordt wegens gebrek aan bewijzen enerzijds, anderzijds omdat het indruist tegen de aanvaarde naakte RNA-hypothese. Vandaar dat haar versie vanaf hier door Taylor en Tom Cavalier Smith, radicale SET wordt genoemd, waar Margulis mee akkoord gaat.

4.4.4. Mitose

“Mitosis seems indispensable as a genetic filling and distribution system for the huge quantities of DNA that most eukaryotic cells contain.”

(Margulis en Sagan, 2000: 123)

We hebben reeds een onderscheid gemaakt tussen drie kwalitatieve veranderingen. Een eerste, van niet leven, naar leven; een tweede, van pro- naar eukaryoten; en een derde, die zich eigenlijk afspeelt binnen die tweede kwalitatieve verandering maar die betrekking heeft op kwantiteit. Naargelang het aantal bacteriën dat zich samenvoegt, krijgt men de vier verschillende eukaryoten en deze vier worden van elkaar gescheiden naar gelang hun specifieke vorm van voortplanting.

Bacteriën kennen geen soorten. Men kan slechts spreken over soorten als er een verticale doorgave is van genetisch materiaal, van generatie op generatie, langs celfusies. Bacteriën kennen horizontale doorgave: verschillende bacteriën kunnen genen onderling doorgeven op een eerder losse manier, aanraking is voldoende. Bacteriën doen daarbij uitsluitend aan

uitwisseling van genen, genfusies. Bacteriën kennen ook geen interne beweging, hebben geen nucleus, noch chromosomen.

Eukaryotische cellen hebben soms externe beweging, door staarten. Alle eukaryotische cellen hebben een nucleus met daarin de chromosomen en interne beweging: de dans der chromosomen, mitose [zie figuur 19].

Mitose (klonen) verzekert dat de gedubbelde chromosomen gedeeld worden en er twee cellen ontstaan met hetzelfde genetisch materiaal. Wanneer een cel zich vermenigvuldigt door deling lost het membraan rond de nucleus zich op en worden de chromosomen zichtbaar. Het chromatine (waaruit chromosomen zijn opgebouwd) ziet men structuren vormen. Het chromatine condenseert zich naar zichtbare chromosomen, het aantal chromosomen is dan representatief voor een soort. Daarom dat men volgens Margulis pas kan spreken over soorten eens er chromosomen zijn en dus een celkern.

Buiten de nucleus bevinden zich aan weerszijden kleine puntjes, *centrioli's*. Deze centrioli's bevinden zich nabij de mitotische polen, buiten de celkern. (Omdat deze zich zeer nabij, maar buiten de celkern bevinden is de algemeen aanvaarde theorie dat deze geëmigreerd zijn uit de nucleus.) Centrioli's lijken op een ronde telefoonschijf. In elke episode van mitose verschijnen een kleine reeks van microtubulen, samen, de mitotische spindel. De gedubbelde chromosomen binden zich aan deze tubulen en zo gaan ze naar de uitersten van deze cel. De cel deelt zich. De mitotische spindel verdwijnt (Margulis en Sagan, 2000: 124-126).

Deze centrioli's vormen ook vaak de basis voor het zich vormen van *staarten*.

“In many animals the centriolis (the telephone dial-like structures) move to the edges of the cell, where they become kinetosomes by growing shafts. In cross section, these shafts show a distinctive “9 (2) + 2” pattern: nine sets of two tubules arranged near the perimeter of the circular axis, with one set of two tubules at the centre. The kinetosome and centrioli have different names only to distinguish the shafted from the shaftless phase of the same organelle. [...] Two names were bestowed because the distinct phases were noticed and named long before any relationship between them was recognized.” (Ibid.: 126)

We hebben dus het celdelingsproces mitose, de dans van de chromosomen en cruciaal hierbij zijn centrioli's. Deze trekken de gedubbelde chromosomen uiteen en brengen ze naar de uiteinden van de cel, zodat twee nieuwe cellen met hetzelfde genetisch materiaal kunnen ontstaan. Centrioli's lijken op draaiende telefoonschijven. Bij sommige dieren worden de centrioli's bundels, *kinetosomen*, die zich vestigen aan het uiteinde van een cel. Hieruit groeien staarten. Kinetosomen vertonen een 9 (2) + 2 patroon. Kinetosomen komen universeel voor, bij planten, fungi en protisten, wat een gemeenschappelijke oorsprong doet veronderstellen. Behalve dit patroon zijn ze hetzelfde, vandaar de naam *centrioli-kinetosoem* (Ibid.:126).

Undulipodia, de algemene noemer voor staarten, waaronder cilia, spermastaarten, vertonen allemaal dit 9 (2) + 2 bundelpatroon.

Centrioli-kinetosomen zijn dus *organellen*, ze bevinden zich buiten de celkern. Symbiogenese stelt dat alle organellen afkomstig zijn van ooit op zich levende bacteriën. En nu komen we tot het deel dat zo fascinerend is en “*spurs to learn more*” (het motto van dit deel). Rest dus de vraag en we krijgen er onmiddellijk het antwoord bij:

“Is there a different bacterial remnant, a centrioli-kinetosome ancestor of eukaryotic nucleated cells? I think the integration of the centrioli-kinetosome bacterium is what made the eukaryotic cell in the first place! If I am correct, symbiogenesis is the factor that distinguishes all nucleated-cell life from all bacterial life. No middle ground exists - either a group of organisms evolved by symbiogenesis or it did not. My claim is that all nucleated organisms (protocists, plants, fungi and animals) arose by symbiogenesis when archaebacteria fused with ancestors of centrioli-kinetosomes in the evolution of the ultimate protocist ancestor: the nucleated cell. The former stranger that became the centrioli-kinetosome still has free-living relatives. They are bacteria known as *spirochetes*.” (Ibid.: 55-6)

Margulis (1999: 56-7) postuleert dat spirocheten de archaebacteriën penetreerden waardoor de cellen met nucleus ontstonden, de eerste protisten. De membranen interageerden, de cellen werden groter, de nucleus ontstond, de genen werden op chromosomen georganiseerd.

“Mitosis seems indispensable as a genetic filling and distribution system for the huge quantities of DNA that most eukaryotic cells contain.” (Margulis en Sagan, 2000: 123)

Cellen bevatten veel vocht en voedsel om zich te beschermen tegen de buitenwereld.

Elke spirocheet of om het even welke bacterie die zich weet te nestelen in die cel, krijgt een constante energie- en voedseltoevoer, vanwege het interne milieu van de cel. Maar als ze de cel volledig zouden ontnemen van haar voedsel en bijgevolg de cel zou doden, zou ook de spirocheet niet langer in die cel kunnen huizen waar ze bescherming genoot. Daarom werden ze symbionten: ze leerden samen te leven: de bacteriën werden organellen van de cel.

“New survival tricks emerge after mergers. I envisage wriggling, oxygen-poisoned cells in search of regular meals attached to the edges and insides of archaebacteria. Inhabited by wrigglers, the infected archaebacteria increased their speed because their foreign attachés never stopped moving. Nucleated cells divide to reproduce by mitosis, a process dubbed the ‘dance of the chromosomes’. [...] I think this kind of cell division originated from the incessant movement of live spirochetes.” (Margulis, 1999: 58)

Alle cellen met mitochondria bezitten microtubulen (alle cellen die mitochondria bevatten kunnen mitose of meiose ondergaan, door de aanwezigheid van microtubulen), wat volgens

Margulis consistent is met de idee dat de spirocheet-archaebacteriën als eerste een symbiose gingen vormen (microtubulen zouden afkomstig zijn van spirocheten).

Vandaag zijn er nog steeds zwemmende cellen, die zich via mitose voortplanten, maar vergiftigd worden door zuurstof, ze bezitten geen mitochondria. Daaruit deduceert ze dat de mitotische voorouder van alle eukaryoten reeds geëvolueerd was, voordat de atmosfeer zich vulde met zuurstof. Spirocheten vandaag zwemmen zowel in zuurstofrijke als -arme milieus en soms hechten ze zich aan andere cellen op zo'n manier dat wetenschappers denken dat het punt van koppeling een centriole-kinetosoom is en de spirocheten gezien worden als staarten. Spirocheten werden staarten door zich in andere bacteriën te vestigen en raakten er nooit meer uit. Zo ontstonden dan de protisten, zwemmers die een nucleus bezitten.

Margulis (Ibid.: 60-2) stelt dat spirocheten zich gingen vastklampen aan archaebacteriën en de plaatsen waar ze dit deden werden zo de centrioli-kinetosomen van vandaag. Bij de penetratie verloren ze delen van hun bestaand organisme wat het mogelijk maakte om een symbiose te vormen.

John Hall, David Luck en Zenta Ramanis, drie onderzoekers van de Rockefeller universiteit, leveren voor Margulis nog maar eens een reden om haar radicale SET blijven aan te nemen. In groene algen, meer bepaald Chlamydomonas, hebben zij genen gevonden die de zwemstructuur van centrioli-kinetosoom-microtubulen beïnvloeden. En vooral, deze genen werden door hen geklasseerd als genen buiten de celkern. Onderzoek door deze drie uitgevoerd in '95 leidde tot volgende bevindingen:

“The centrioli-kinetosome DNA, distinguishable from the rest of the nuclear DNA in some stages of the cell's development, joins all the other chromosomal DNA during mitotic cell division.” (Ibid.: 62)

Dit is gefotografeerd. Andere onderzoekers die dit experiment nog eens wilden confirmeren, zijn er niet in geslaagd hetzelfde te detecteren. Het is dus afwachten.

Wat die centrioli-kinetosomen betreft: neuronen, axonen en dendrieten in onze hersenen (evenals de rest van ons lichaam) zitten vol met microtubulen die gemaakt worden van tubulinproteïnen.

“The same microtubules, exactly the same, make up the cilia, sperm tails, and walls of the centrioli-kinetosomes. [...] Our brains themselves and the thought required to read this sentence, if my radical symbiogenesis theory is correct, were made possible by the protein microtubules that first evolved in bacteria.” (Ibid.: 63)

Het feit dat wij dus denkprocessen hebben, dat wij hersenactiviteit hebben, dat informatie kan doorgegeven worden tussen neuronen onderling, zou wel eens mogelijk kunnen worden gemaakt door diezelfde proteïnen die spermastaarten doen bewegen. Meer zelfs, elke interne beweging van een cel of beweging tussen cellen is afkomstig van de invasie van spirocheten. Enkel eukaryoten kennen interne beweging, bacteriën hebben dit niet.

4.4.5. Meiose

“Once upon a time, we think, eating and mating were the same.”

(Margulis en Sagan, 2000: 139)

Ook meiose is bij protoctisten ontstaan [zie figuur 20 en figuur 21]. Hier vooral zien we dat het niet echt hogere, maar *latere* niveaus genoemd kunnen worden, de kwalitatieve veranderingen die zich afspelen binnen de tweede kwalitatieve verandering, dat betrekking heeft op kwantiteit.

“Sex is tricky. The essence of sex through life’s evolution is the coming together of complementary gender cells in fleeting or prolonged union. The core of sex, biologically, is gender attraction strong enough to lead to recombination of genes inside mated cells. New live beings emerge that differ in their genetic constitution from the gender cells that met and recombined. Half their genes come from the egg, half from the sperm cell in animal style sex.” (Ibid.: 110)

Alle eukaryoten onderscheiden zich van prokaryoten door celfusie: het zijn niet louter genen die worden opgenomen, het zijn volledige cellen die zich gaan samenvoegen.

Symbiogenese, het permanent ineenkruipen van verschillende bacteriën, heeft geleid tot eukaryoten. De reden dat ze in elkaar kropen was honger, bacteriën zuigen elkaars genen, maar af en toe leden ze aan een indigestie, waardoor ze er een volledig genetisch apparaat bij kregen dat dan ging samenwerken.

“Sexual processes, the merger of attracted beings, probably originated as did the early symbiosis. In both sexual and symbiotic fusions, hunger was a likely primordial factor urging the desperate to merge. Cells that join in sex, however, by definition represent genes and cytoplasm from gender individuals who are members of the same species. [...] meiotic sex began long after bacterial sex as abortive cannibalism in certain protists.” (Ibid.: 112).

Protoctisten, kloonden zichzelf reeds één biljoen jaar geleden door mitose. Ze wisten reeds aan elkaar te plakken en zo meercellige wezens te vormen. Er ontstonden kopieën als gevolg van celdeling.

Onze bevruchte cellen delen zichzelf ook door mitose, om een meercellig organisme te vormen: een embryo. Hoe het komt dat die cellen aan elkaar blijven plakken weten ze trouwens niet. Maar vooraleer deze mitose zich kan voordoen, vooraleer de bevruchte cel zich zonder seks kan beginnen te delen, moet er eerst seks zijn, moet er eerst meiose plaatsgrijpen.

“Where did the sex requirement come from? [...] The individuals we recognize as plants, animals, and fungi today are best regarded as highly integrated protoctist clones. Naturally selected they became new, larger beings.” (Ibid.: 118)

Algen, zeewier en andere protoctisten hebben geleid tot het ontstaan van planten.

Deze zijn voor Margulis en Sagan eveneens een mogelijke route wat betreft de overgang van eencelligen naar meercelligen. Volgens haar zouden eencelligen, tijdens hun delingsproces (mitose), er niet in geslaagd zijn zich te differentiëren van hun nazaten. Zo kreeg men klonen die aan elkaar bleven plakken en kolonies vormden, wat dan op een later niveau meercellige individuen deed ontstaan. Om onze seks te begrijpen moeten we dus weer bij de protoctisten zijn. Voor haar zijn wij, niet meer dan protoctisten seksecellen die zichzelf klonen door mitose.

Meiotische seks is niet meer dan een blunder die ontstond als wanhoopsdaad, een overlevingsstrategie ten gevolge van kannibale indigestie. Een idee dat ze haalt bij Harvard Professor Lemuel Rose Cleveland (Ibid.: 125-7). Hij observeerde stervende kolonies van protisten, die in een ‘laatste wanhoopsdaad’ elkaar begonnen op te eten. Soms werd de nucleus gespaard, waardoor het organisme plots twee nucleï en dus twee chromosomensets verkreeg. Dat is het kannibale deel, maar hij spreekt van abortief kannibalisme. Datgene dat onbruikbaar was of een belemmering werd om te bestaan, werd geaborteerd. Het gaat zelfs nog verder:

“He noted that two such closely spaced nucleï fused. This was more than aborted cannibalism. Cleveland recognized it as the formal equivalent of fertilization. The complement to fertilization mergers is dissociation. Dissociation in sex requires meiosis. Meiotic sex, ‘animal’ sex - which also occurs in many protoctists, all plants, and most fungi - is the whole set of processes that halve the chromosome number per cell by special cell divisions.” (Ibid.: 127)

Haploïde cellen (met slechts de helft van het genetisch materiaal) voegen zich samen tot diploïde cellen die dan embryo’s vormen, die zich dan verder kunnen ontwikkelen door mitose. Wil men zich reproduceren, dan vereist dit éérst en vooral een lid van dezelfde soort en ten tweede van het andere geslacht en ten derde, men moet deze ook herkennen als deel van de soort en van het ander geslacht en ten vierde is er de wil Bacteriën en protoctisten maken het zichzelf niet zo ingewikkeld.

“[...] [Nonphotosynthetic protoctists, whether or not they indulge in sex, always eat. Some will eat anything under stressed conditions. If desiccated, starved, irradiated, or otherwise in immanent danger or death, and attempting to save themselves by eating their fellows, they fuse rather than die alone.” (Ibid.: 127)

Protoctisten zullen, onder dreigende omgevingsfactoren, zichzelf verdubbelen door elkaar proberen op te eten, waardoor ze twee nucleï krijgen, met dus twee chromosomensets. Door

juist alles dubbel te krijgen: twee nucleï, twee membranen, tweemaal celvocht, konden ze juist beter overleven tijdens droge zomers of koude winters. Ze konden beter tegen deprivatie dat hen werd opgelegd door omgevingsfactoren.

“Yet, in general, doubling the body, especially the chromosome numbers, is a hindrance. You’d probably yearn for relief from your condition as double-monster. The original protoctist state is ‘haploid’, which means organisms with only one set of chromosomes. [...] The doubled set of chromosomes, advantageous during hard times, was complicated. The urge was to return to the haploid status quo. Meiotic-fertilization sex probably first appeared a billion years ago. But, as Cleveland noted, meiotic, two parent sex evolved only after the reduction-division of meiosis ‘relieved’ diploidy.” [...] Before sex became ritualized, extra chromosomes and sets of chromosomes could be trivial, tolerated, deliberating, dangerous, or fatal. It all depended, as usual, on genetic and environmental contingencies. As Cleveland stressed, diploidy had to be reversed if doubled protoctist were to return to their streamlined haploid state (Ibid.: 128)

Door Cleveland ziet Margulis haar SET nog maar eens bevestigd. Mitose ontstond bij de eerste fusie: die van de spirocheten en de archaeobacteriën. Meiose ontstond dan, zoals Cleveland aantoont, door het fuseren (door kannibalisme) van verschillende protoctisten. Meiose was niet meer dan een opluchting na harde tijden. Het element memorie, ze hunkerden terug te keren naar hun oude haploïde toestand, voor hen veel sneller en beter, dan die logge lichamen.

Seks voor haar is niet meer dan een speciale vorm van symbiogenese: in tegenstelling tot bacteriën die enkel doen aan genfusie, doen alle eukaryoten aan celfusie: het zijn niet langer enkel genen, vanaf de eukaryoten zijn het steeds volledige cellen die zich samenvoegen, waarbij sommige embryo’s maken en andere niet. Maar er is steeds een celfusie, los van het feit of deze gewenst is of niet, kannibalisme kan voldoende reden zijn.

Ook wij kennen een celfusie: een haploïde eicel en een haploïde spermacel, vormen samen een diploïde zygote, waar dan een embryo uit voortkomt, door mitose. Het zijn en dit is belangrijk, celfusies, een element dat men niet sterk genoeg benadrukt, omdat de nadruk te sterk op de genen wordt gelegd.

4.5. Uitbreiding van thesen

We keren nog even terug naar de reeds besproken thesen, de spontane generationisten en de naakte genen theoretici.

Dysons dubbel-origin hypothese stelt dat er een metabolisch leven voorafging aan een replicatief. Dit replicatieve leven ontwikkelde zich in het eerste leven op een marguliaanse, symbiotische manier wat van RNA de eerste parasiet ooit maakt. Dyson trekt daarmee Margulis’ theorie door tot op moleculair niveau, zoals Eigen dat doet met natuurlijke selectie.

Margulis is het echter niet eens met Dysons interpretatie. Volgens haar misbruikt hij de term. De reden hiervoor is dat symbiogenese zich slechts afspeelt volgens Margulis op het niveau van de pro- en eukaryoten. De celkern ontwikkelde zich volgens haar theorie ten gevolge van de invasie van spirocheten in archaeobacteriën. Deze hun genen koppelden zich dan tot een genoom, in plaats van dat RNA zich in een eerste proteïne cel ontwikkelde. De controverse die zich tussen beide voordoet is er echter één die zich voordoet op het niveau van de gebruikte termen. Margulis laat niet toe dat Dyson de term symbiogenese hanteert op moleculair niveau, wat betreft parasitisme is er geen probleem. De manier waarop beide het belang van metabolisme en de beschermende membraanstructuur benadrukken verschillen niet van elkaar.

Genen, volgens Eigen, zijn reeds individuen, voor haar kan men maar spreken van individuen met een eigen individualiteit op het niveau van de eukaryotische cel. Soorten kunnen pas ontstaan door symbiogenese: het samenvoegen van wortels dat leidt tot soorten die zich dan vertakken. Eigen maakt die nuancering niet: evolutie kent een vertakkingspatroon.

“Deviations are so small that this branching topology can be distinguished clearly from all others.” (Eigen, 1996: 7)

We kunnen bij Margulis echter slechts beginnen vertakken, nadat er eerst een samenkomen van verschillende bacteriële gemeenschappen had plaatsgevonden, waardoor er eerst soorten konden ontstaan. Symbiogenese valt dus zeker niet te minimaliseren.

Eigens theorie stelde dat het genoom er gekomen was door gecompartmenteerde hypercycli: strengen van genen gingen zich hypercyclisch aan elkaar koppelen en vormden compartimenten waardoor het genoom voor eens en voor altijd geselecteerd werd. Zo'n compartiment kan van alles zijn: cellen, maar ook individuele chromosomen. Eigens theorie omtrent de hypercyclus is echter vrij controversieel, zodra men het bestaan van naakte genen niet aanneemt in de beginfase van leven. Toch is zijn model van hypercycli nog steeds bruikbaar, als we het incorporeren in Margulis verhaal.

De nucleus is volgens haar ontstaan door het ineens kruipen van verschillende bacteriën, volgens Eigen niet. Stap drie en vier van Margulis' SET worden algemeen aanvaard: de mitochondria en chloroplasten zijn organellen binnen de cel, buiten de nucleus die vroeger bacteriën waren. Stap één en twee worden haast niet aanvaard. Stap drie en vier van haar SET zijn niet in conflict met Eigens theorieën, omdat die ontstaan zijn nadat er reeds een genoom was.

Margulis beweert dat de nucleus ontstaan is door stap twee: die waar de centriol-kinetosomen er zijn bijgekomen ten gevolge van de invasie van spirocheten. Ze gelooft niet dat virussen een beeld geven van de vroege evolutie, omdat ze niets doen als ze geen metabolisme kunnen gebruiken. Stap één, een thermoacidofiel³¹, een bacterie, het eerste leven, zorgt volgens haar voor de noodzakelijke proteïnen en genen die deel uitmaken van het vertaalsysteem. De genen werden georganiseerd in een genoom door de spirocheten, wat

leidde tot de eukaryotische cellen door symbiogenese. We herhalen even haar citaat hieromtrent:

“Is there a different bacterial remnant, a centrioli-kinetosome ancestor of eukaryotic nucleated cells? I think the integration of the centrioli-kinetosome bacterium is what made the eukaryotic cell in the first! If I am correct, symbiogenesis is the factor that distinguishes all nucleated-cell life from all bacterial life. No middle ground exists - either a group of organisms evolved by symbiogenesis or it did not. My claim is that all nucleated organisms (protocists, plants, fungi and animals) arose by symbiogenesis when archaebacteria fused with ancestors of centrioli-kinetosomes in the evolution of the ultimate protocist ancestor: the nucleated cell. The nucleated cell evolved by symbiogenesis.” (Margulis, 1999: 55-6)

Ik ben geen bioloog, geen fysicus, noch chemicus maar, wat ik me afvraag is het volgende: tijdens de invasie van de spirocheten hebben de genen van de spirocheten en de genen van de archaebacterie samen een gecompartmenteerde hypercyclus gevormd waardoor er eens en voor altijd een nucleus is kunnen ontstaan met hierin een genoom. De verschillende genen waren voldoende in aantal aanwezig en ze verschilden ook van elkaar, zonder dat ze elkaar vernietigden: integendeel, ze gingen samenwerken en het genoom met zijn chromosomen ontstond, door hypercycli. Het geheel was sowieso gecompartmenteerd simpelweg omdat het zich afspeelde binnen de cel.

De invasie van de spirocheten is iets dat als het zich voordoet, het zich *eens en voor altijd* voordoet: er is geen weg terug: net zoals Eigen zegt dat iets moet ‘gemotiveerd’ zijn om te veranderen en uiteindelijk de verandering zich voltrekt uit pure noodzaak, het heeft geen keuze; zo ook benadrukt Margulis dat symbiogenese geen keuze is. De cellen werden gepenetreerd door spirocheten en het was pompen of verzuipen. Haar SET heeft geleid tot seks en de dood, omdat er geen exacte kopie meer werd gemaakt.

“SET is a theory of coming together, of merging of cells of different histories and abilities. Before serial endosymbiosis and the establishment of the aerobic nucleated cell, no cell-fusion sex existed. Meiotic sex, like that of the egg fertilized by the sperm, came later. Serial symbiogenesis made our kind of fusion sex possible. Sex, too, is the coming together, the merging of cells of different histories and abilities. In sex the cells that fuse are closely related and the fusion is reversible; in serial endosymbiosis the cells that fuse are only distantly related, and the fusion is permanent.” (Margulis, 1999: 40-42)

Bij Eigen zijn het quasi-species die zich gaan groeperen in hypercycli en ook hij legt de nadruk op coöperatie, ze hebben geen keuze. Margulis’ symbiogenese is:

“... an idea that new species arise from symbiotic mergers among members of old ones” (Margulis, 1999: 9)

Het is dus een symbiose tussen op zich reeds bestaande leden. Ze gaan samenwerken om samen te overleven in plaats van onderling competitie te voeren. Als parasieten, die gebruikmaken van het voedsel en energie, aanwezig in het cytoplasma van de cel, deze cel enkel gebruiken in hun eigen voordeel, zonder rekening te houden met de cel, sterft deze laatste en ziet de parasiet zich genoodzaakt een ander huis te zoeken. Daarom is het beter rekening te houden met de cel en niet zelfzuchtig alles te gebruiken. Zo kunnen beide in leven blijven en kunnen ze elkaar zelfs gaan gebruiken.

Eigen heeft het ook over een samenvoegen van reeds op zich bestaande genen in hypercycli. Kenmerkend aan deze hypercycli is dat de verschillende leden samenwerken: een verbetering in de keten wordt doorgegeven aan alle andere leden. Competitie binnen de cyclus komt niet voor, wordt zelfs 'verboden'. Het is de cyclus als geheel die zal competieren met andere zulke cycli, maar binnen de cyclus zelf wordt geen competitie toegelaten, als dit het geval was zou de cyclus worden vernietigd. Oude reeds bestaande genen gaan dus samenwerken om iets nieuws, een genoom, te doen ontstaan. Genen worden georganiseerd in chromosomen. Als chromosomen zich repliceren, impliceert dit beweging, interne beweging die werd mogelijk gemaakt door de invasie van spirocheten, waardoor de centrioli-kinetosomen ontstonden.

Bij Eigen moeten de genen, voor ze een genoom vormen reeds geoptimaliseerd zijn, meer zelfs, ze moeten functioneel geoptimaliseerd zijn. Een zware eis die hij stelt aan zijn genen. Dyson ziet daarom Oparin en Eigen samen, marguliaans veel beter zitten. De functionele efficiëntie lijkt makkelijker te behalen in bacteriën dan zonder een membraan. De foutentolerantie, benadrukt door Dyson, van membraanstructuren (marguliaans: spirocheten kunnen penetreren), maken het mogelijk dat het genoom zich vormt binnen deze cellen, via gecompartmenteerde hypercycli.

Het is eigenlijk gewoon een vraag die ik stel, namelijk: is dit mogelijk? Is het mogelijk dat wat Eigen beschrijft onder de vorm van hypercycli, datgene is dat zich heeft afgespeeld tijdens de invasie van spirocheten waardoor een nucleus is ontstaan? De beantwoording van deze vraag laat ik over aan de experts in kwestie, dit is niet mijn bevoegdheid.

Hoe dan ook, zoals we zagen stelde Eigen (1996: 115):

“The age of ‘once-and-for-all’ decisions, which led to the establishment of a universal code and to general biochemical mechanics, is long gone. Yet, as efficient as the molecular machinery of the first micro-organisms became, its size made them correspondingly inflexible in their ability to evolve further. One reason for this was the high accuracy of genetic replication that they attained; another was the fact that changes could only be passed ‘vertically’ down lines of descent.”

Verticale doorgave van genen maakte het mogelijk dat er terug variatie ontstond, de celfusie. Celfusie betekent zowel voor Eigen als voor Margulis de dood: ouders verschillen van hun nazaten en verdwijnen. Ze worden niet langer exact gekopieerd, seks ontstond, voor beide een later niveau en voor beide datgene waar Darwin het over had. Al de rest is een van

Eigens vormen van selectie of evolutie op basis van symbiogenese, maar niet klassiek neodarwinistisch wat zoveel wil zeggen als mendeliaans.

Met het bovenstaande kunnen we daarom een aantal reeds gestelde thesen herhalen en verder uitdiepen.

De derde these stelde dat evolutie en natuurlijke selectie geen synoniemen zijn: evolutie kan zich immers ook voordoen onder de vorm van symbiogenese.

De vierde these stelde dat leven niet gericht is op adaptatie, maar op zelfbehoud en dat leven eerder conservatief is. Ook Margulis theorie verschilt hier niet van. Doorheen de evolutie zien we een toename in individualiteit, in mechanismen die het een organisme steeds beter toelaten zichzelf te behouden. Bacteriën, kunnen van het ene moment op het andere, totaal nieuwe genen krijgen of doneren aan andere bacteriën, waardoor ze geen roestvaste identiteit hebben, ze ontbreken daarvoor de chromosomen. Echte individualiteit, doet zich slechts voor op het niveau van eukaryoten, waarbij het aantal chromosomen in de nucleus representatief is voor een soort. Er is dus eveneens een toenemende tendens naar conservatisme en individualiteit.

De zevende these stelde dat evolutie niet inherent is aan een systeem, maar veroorzaakt wordt door elementen die van buiten uit het systeem verstoren. Ook de bacteriën die meegesleurd werden door spirocheten of opgegeten werden zoals de chloroplasten, hadden geen vat op wat de omgeving met hen deed. Steeds wordt een bestaand systeem door iets van buiten uit genoodzaakt te veranderen. Bacteriën krijgen af te rekenen met parasieten waar ze zelf geen vat op hebben. Maar zodra een vreemd organisme zich penetreert in dat eerste organisme, heeft het (hypothetisch) twee mogelijkheden: of het gaat dood, of het vormt een symbiogenese waarbij mogelijk delen verloren gaan, maar niet het hele organisme. Doodgaan is in tegenspraak met het streven naar zelfbehoud, dus er ontstaat evolutie onder de vorm van symbiogenese.

De achtste these stelde dat men vanaf de ontwikkeling van genen slechts een voortgang heeft van het soortgelijke, waarbij het andere niet meer kan evolueren. Ook dit kan doorgetrokken worden, bij uitstek zelfs, tot op het niveau van symbiogenese. Symbiogenese stelt dat men pas van leven kon spreken op het niveau van de individuele cel, waar het membraan, de genen en de proteïnen allemaal in aanwezig zijn. Eens deze bacterie echter ontstond, emergeerden hieruit levensvormen die niet gekend zijn bij bacteriën, maar die vanwege de continuïteit ook niet gans anders zijn dan bacteriën. Onze cellen zijn opgebouwd uit wat eens op zich levende bacteriën waren. Quasi-species zijn ook reeds bestaande mutanten die samen de wild type vernietigen. Steeds worden daarbij reeds bestaande dingen verenigd die samen op een later niveau, andere, maar nooit gans andere levensvormen doen evolueren.

Van de bacteriën op zich, bij Margulis, moest men geen verandering meer verwachten, enkel een verbetering van hun metabolisme. Bacteriën op zich kunnen genen onderling uitwisselen en daarmee veranderen van uitzicht, maar dit is geen evolutie. Er ontstaat niets nieuws, er is enkel variatie op een reeds bestaand thema. Bacteriën zijn niet perfect, ze blunderen geregeld, waardoor ze tijdens het opeten van elkaar, tijdens hun genfusie, ineens

een celfusie hebben ondergaan door een indigestie. Dit was dan de oorsprong van evolutie, onder de vorm van symbiogenese. Maar dat kwam van buitenaf: de bacteriën die werden leeggezogen wilden blijven bestaan en werkten tegen, waardoor diegene die gegeten werd geen andere keuze hadden, ze zagen zich genoodzaakt te veranderen.

Mensen zijn niet gans anders dan bacteriën bijvoorbeeld, om het eens plastisch te zeggen: eigenlijk zijn we aaneengekoekte cellen die bestaan uit ineengekropen bacteriën: we zijn megamicroben. Vanaf het ontstaan van leven, ontwikkelde zich niets nieuws, er is enkel een voortgang en een accumulatie van het reeds bestaande.

4.6. Slotbeschouwing

Het mag duidelijk zijn, Margulis is een veel besproken figuur is. Voor sommigen, Wilson bijvoorbeeld, is ze één van de grootste synthetische denkers die de biologie ooit gekend heeft. Samen met Lovelock is ze de meer wetenschappelijke helft van de Gaia-theorie. Voor nog anderen, Dawkins bijvoorbeeld, doet ze ronduit aan wat hij noemt pornofilosofie (Rozendaal: 1998: 47-8).

Behalve dergelijke onwetenschappelijke aanvallen en veel ongeloof vanuit het neodarwinistische paradigma, omdat haar theorie zou kunnen leiden tot een paradigmashift, was er tot voor kort geen gegronde kritiek op haar theorie. Ook wetenschappers zijn conservatief en zoeken zichzelf en hun theorieën te behouden.

Margulis' theorieën bijvoorbeeld zouden binnen de biologie voor een paradigmashift kunnen zorgen waarbij het idee bijvoorbeeld dat willekeurige minieme mutaties op lange termijn nieuwe soorten doen ontstaan door seksuele incompatibiliteit met de oorspronkelijke soort of gebrek aan soortherkenning binnen een soort eens de eigenschap wordt geuit, vervangen wordt door de stelling dat het al of niet aanwezig zijn van een bepaald organel dat oorspronkelijk een bacterie was, de oorzaak is van seksuele incompatibiliteit of ertoe leidt dat soortherkenning ontbreekt. Een hele boterham, die we gaan verteren in het volgende deel.

Heel recent echter zijn er prokaryoten ontdekt die reeds organellen bezitten (Whitehouse, (juni) 2003) Organellen zijn volgens Margulis echter slechts iets dat zich voordoet op het niveau van eukaryotische cellen, na de vorming van de nucleus. Onderzoek hieromtrent is letterlijk nog maar een paar weken oud, dus we kunnen hier nog niet verder op ingaan.

Tot daar Margulis en daarmee ook ons eerste deel.

We begonnen met een meer wetenschappelijke uiteenzetting omtrent het milieu waarin leven mogelijk kon ontstaan, waarna we al snel in meer filosofische discussies terecht kwamen en we drie verschillende definities van leven te horen kregen.

Zoals we in het intermezzo gezien hebben, verandert binnen systeemtheoretische benaderingen de vraagstelling volledig. De vraag is niet langer, waarvoor dient een bepaalde eigenschap, maar vanaf wanneer, in tijd en ruimte, is ze ontstaan. In tegenstelling tot Dawkins (1982) die stelt dat biologie de waarvoor-vraag moet stellen en zoals we gezien hebben hangt deze vraag vast aan de functievraag en de essentievraag, leidt de wanneer-vraag niet tot een

paradox. Wanneer men binnen een neodarwinistisch paradigma zich een vraag stelt over het verleden (bijvoorbeeld de oorsprongsvraag) richt men zich eerst paradoxaal naar de toekomst door de vraag naar het doel, de essentie en de functie te stellen, terwijl de wanneer vraag, volgens mij eigen aan het nieuwe paradigma van de systeemtheoretische benaderingen, zich richt naar het verleden, wat meer toepasselijk is om een oorsprongsvraag te beantwoorden.

Dyson, Kauffman en Margulis maken reeds deel uit van deze systeemtheoretische benadering, hoewel ze niet af raken van de wat-vraag.

Deel II: Darwin, de Moderne Synthese en de neodarwinisten

“I am convinced that natural selection has been the main but not the exclusive means of modification. This has been of no avail. Great is the power of steady misrepresentation.”

(Darwin in Gould, 1980: 50)

“But it takes fifty-six generations of cells to produce a body like that of a man out of a fertilized egg (itself a single cell), and during these fifty-six generations the genes are playing their part in company with the external factors in moulding the animal through the successive stages in ontogeny. We now want to know how this part is played.”

(de Beer, geciteerd in Schwartz, 1999: 278)

5. DARWIN EN DE MODERNE SYNTHESE

“Ik ben niet erg snel van begrip, niet scherpzinnig ... mijn vermogen om een langdurige en zuiver abstracte gedachtegang te volgen is zeer beperkt ... [maar] in het opmerken van dingen die makkelijk aan de aandacht ontsnappen, en in het nauwgezet observeren daarvan, ben ik beter dan de gemiddelde mens.”

(Charles Darwin, 1999 (1889): 0)

Dit hoofdstuk geeft een historisch overzicht van het ontstaan van de theorie van Darwin tot de oprichting van de Moderne Synthese.

In het eerste deel gaan we dieper in op wat Darwin zelf bedoelde als hij de term natuurlijke selectie introduceerde. Tegelijkertijd wordt het selectieprincipe ook vergeleken met het idee van directe adaptatie van Lamarck.

In het tweede deel van dit hoofdstuk onderzoeken we hoe Darwins theorie van natuurlijke selectie in ongenade viel, ten gevolge van de herontdekking van de erfelijkheidswetten van Mendel.

In het derde en vijfde deel zullen we zien hoe de populatiegenetici de wetten van Mendel met Darwins selectieprincipe verzoenden en hoe ten gevolge hiervan de Moderne Synthese gevormd werd begin jaren dertig van de vorige eeuw.

Met de populatiegenetici kunnen we tevens onze thesen uitbreiden, het vierde deel.

Ten slotte onderzoeken we welke theorieën de synthese niet haalden op basis waarvan we twee nieuwe thesen naar voren schuiven.

5.1. Darwin

“I had [...] two distinct objects in view; firstly to show that species had not been separately created, and secondly, that natural selection had been the chief agent of change.”

(Darwin in Gould, 1982: 380)

Wat Darwin [zie figuur 22] vooral wou aantonen was dat de verschillende soorten niet afzonderlijk *gecreëerd* waren, maar dat ze integendeel *geëvolueerd* waren, het was vooral een strijd tegen het *creationisme*³².

Darwin aanvaardde evolutie, niet als een theorie, maar als een *fenomeen* en zocht de werking van evolutie te achterhalen. Die werking dan was, onder andere, natuurlijke selectie. In de woorden van Schwartz (1999: 88):

“Evolution is not a theory. It is a phenomenon. [...] Even Darwin was aware of the distinction between observing the results of a phenomenon and trying to understand the way or ways in which the results of evolution came about. Darwin’s realization of this dichotomy - accepting the reality of evolution and trying to understand the

workings of the phenomenon - is obvious in the title of his book *On the Origin of Species by Means of Natural Selection.*”

5.1.1. Natuurlijke selectie

Darwin nam als uitgangspunt de idee dat er een '*struggle for existence*', een strijd om te bestaan, was in de natuur - wat op zich nog niets met natuurlijke selectie of evolutie te maken heeft. De *struggle for existence* is er omdat de verschillende organismen ernaar kunnen en zullen streven zich zo vaak mogelijk te reproduceren, een tweede uitgangspunt. Om zich te kunnen reproduceren moet men eerst overleven en om te overleven heeft men nood aan voedselbronnen en andere natuurlijke rijkdom.

Deze natuurlijke rijkdom is echter niet gelijk verdeeld over heel de wereld en ook niet constant bereikbaar. Men is dus gedwongen te concluderen dat de verschillende organismen met elkaar zullen wedijveren voor deze schaarse bronnen. Deze *struggle for existence* is een *eerste* observatie die Darwin maakte. Een *tweede*: er is variatie tussen individuen die zich lichamelijk of in het gedrag van die individuen uit. Een *derde* observatie, die samengaat met de tweede, is dat sommige van die verschillende eigenschappen het de dragers van die eigenschappen vergemakkelijkt toegang te krijgen tot bepaalde bronnen. Deze zijn dan voordelige eigenschappen, maar er zijn er ook die neutraal zijn: ze helpen niet, maar belemmeren ook niet om tot bepaalde bronnen te komen. Nog andere eigenschappen zijn eerder nadelig voor het bekomen van bepaalde bronnen.

Verder stelde Darwin dat een toename in bereik van bronnen of een afname in reproductief potentieel, zal leiden tot een afname van die *struggle for existence* en derhalve ook de competitie zal verminderen.

Dit alles is geen natuurlijke selectie, noch evolutie, dit is het gebied waar evolutie zich zal afspelen, onder andere volgens natuurlijke selectie.

Evolutie kon zich volgens Darwin enkel afspelen daar waar er *strijd* en *competitie* is:

“According to Darwin, the only way in which evolutionary change occurs is through struggle and competition.” (Schwartz, 1999: 165)

Een vrij hegeliaanse gedachte: geschiedenis geschiedt daar waar er strijd is: gelukkige dagen zijn lege dagen voor de geschiedenis, zo komt men niet vooruit. Enkel bloed, zweet en tranen brengt verandering.

Het is dus in die *struggle for existence* waar er een competitie is tussen organismen dat evolutie zal plaatsgrijpen, die zich zal voordoen onder de vorm van natuurlijke selectie. Natuurlijke selectie schetste hij door het geven van drie principes: *ten eerste*, lijken kinderen op hun ouders; *ten tweede*, sommige eigenschappen zijn voordeliger dan andere in het bereiken van bronnen; en *ten derde*, die individuen met voordeligere eigenschappen zullen er beter in slagen te overleven dan diegenen die deze eigenschappen ontbreken, waardoor ze een groter reproductief succes hebben.

Hieruit concludeert hij dat er zal geselecteerd worden tussen de verschillende variaties. Die eigenschappen die voordelig zijn zullen natuurlijk geselecteerd worden, simpelweg omdat onvoordelige eigenschappen leiden tot een niet in staat zijn om toegang te krijgen tot bronnen en hieruit volgt dat die organismen geëlimineerd worden, nog voor ze reproductief konden zijn. De houders van voordelige eigenschappen bezitten een groter reproductief succes en geven derhalve hun voordelige eigenschappen door aan hun kinderen, want kinderen lijken op hun ouders (Ibid.: 163-6).

Dat en dat alleen is wat Darwin bedoelde met natuurlijke selectie. Er is evolutie en evolutie voltrekt zich volgens Darwin onder de vorm van natuurlijke selectie. Evolutie zelf is *niet* gelijk aan natuurlijke selectie. Het is natuurlijke selectie dat volgens hem het fenomeen evolutie grotendeels verklaarde, maar hij gaf ook, zoals we meteen zullen zien, andere verklaringen.

Er was dus variatie en sommige eigenschappen waren voordeliger dan andere. Deze laatste werden natuurlijk geselecteerd: de dragers van die eigenschappen konden overleven, reproduceren en hun eigenschappen erfelijk doorgeven. Dit was, volgens Schwartz, dan ook meteen Darwins struikelblok: *hoe* werden eigenschappen van generatie op generatie tussen individuen doorgegeven ?

Darwin gebruikte verschillende theorieën om deze vraag te beantwoorden, waarbij de belangrijkste waren: de theorie van *directe adaptatie* van Lamarck en wat Darwin erfelijke besmetting noemde: *pangeneses*. Dit is te lezen in Notebook B van Darwin:

“The condition of every animal is partly due to direct adaptation & partly to hereditary taint.” (Darwin, in *ibid.*: 169-170)

5.1.2. Directe Adaptatie en Pangeneses

Lamarck wordt vaak weergegeven als de grote verliezer die het niet bij het rechte eind had wat betreft evolutie en dat derhalve al zijn bevindingen verwaarloosbaar zijn. Hij was wat we vandaag een creationist noemen: hij geloofde dat de grote takken van de boom des leven gevormd waren door God. God had gezien dat het goed was, dus nieuwe fylogenetische takken zouden zich niet meer vormen. De soorten en de fylogenetische takken waren een constante, maar er was verandering binnen deze soorten.

Dat fylogenetische takken een constante zijn is niet zo'n gek idee, want dit is eveneens wat Gould, weliswaar aangepast, aantoont in zijn boek *Wonderful life*: de grote fylogenetische takken hebben zich gevormd bij de Cambrische explosie³³, vanaf dan zijn er niet echt nieuwe designs (anatomische lichaamsbouwplannen) ontstaan, enkel variaties op hetzelfde thema: een verscheidenheid van nieuwe soorten, maar binnen die reeds bestaande designs. Nieuwe soorten kunnen bij Gould wel ontstaan, maar vanaf de Cambrische explosie eveneens binnen de reeds bestaande anatomische plannen. Niet dat het bij Gould noodzakelijk zo is dat er zich niets nieuws meer voordoet, het is enkel niet meer gebeurd.

Zowel Lamarck als Gould zijn paleontologen, ze bestudeerden dezelfde fossielen en eigenlijk komen ze tot dezelfde constatacie: geen nieuwe fylogenetische takken meer, met

weliswaar bij Lamarck een creationistische ondertoon, terwijl bij Gould contingentie de oorzaak is. En bij Gould is het uiteraard zo dat er zich voor de Cambrische explosie eveneens allerlei evolutieprocessen hebben voorgedaan, maar Lamarck was daar niet van op de hoogte in die tijd, hij kende geen prokaryoten laat staan de evolutie die aan de Cambrische explosie voorafging. Lamarck had God nodig voor het vormen van de takken, hoe anders zou hij de oorsprong verklaard kunnen hebben? Punt is dat wat betreft de Cambrische explosie, Lamarck en Gould hetzelfde zagen, enkel de verklaring verschilde. Dus het is niet omdat zijn idee van *directe adaptatie* onjuist is gebleken dat Lamarck geen goed onderzoeker was. Voor Gould bijvoorbeeld was hij “*a very fine scientist*”. (Gould, 1980: 77)

Binnen die takken liet God zijn hand niet meer zien, in de theorie van Lamarck, vanaf dan waren het de organismen zelf die beslisten hoe ze zouden evolueren. Lamarck wordt vaak samengevat als “*the inheritance of acquired characteristics*”, maar het was vooral een theorie van “*use and disuse*”, zoals Schwartz (1999: 166) opmerkt.

De bewuste of onbewuste verlangens van een individu beïnvloeden het gebruik of niet gebruik van een orgaan. Dit zorgde voor verandering van die organen: zij die gebruikt werden, ontwikkelden zich verder, zij die niet gebruikt werden, krompen om uiteindelijk te verdwijnen. Dit werd dan gekoppeld aan de *vooruitgangsidee* eigen aan die tijd: organen die op een slechte manier gebruikt werden of geen direct adaptief voordeel gaven werden niet doorgegeven. De voordelige veranderingen van een orgaan op hun beurt, werden *onmiddellijk* in hun adaptief geëvolueerde staat doorgegeven aan hun nazaten. Vandaar *directe adaptatie* (ibid.: 166).

Natuurlijke selectie werkt *indirect*: er wordt van nature geselecteerd tussen de verschillende eigenschappen waarbij de voordelige eigenschappen indirect worden geselecteerd in die zin dat het enkel de organismen die drager zijn van slechte eigenschappen elimineert.

Darwin echter zag natuurlijke selectie niet als enige oorzaak van evolutie, hij was een pluralist. Wat betreft de erfelijkheid - hoe eigenschappen werden doorgegeven aan de nazaten - deze stond voor hem los van natuurlijke selectie: natuurlijke selectie heeft betrekking op het *behoud* van organismen opdat ze zichzelf kunnen reproduceren, waar organismen met de zwakkere eigenschappen geen deel meer van uitmaken, omdat die reeds gestorven zijn. Natuurlijke selectie stopt daar. Hoe eigenschappen doorgegeven werden, daarvoor gebruikte hij Lamarck en pangenesis.

Wat is het verschil tussen natuurlijke selectie en neolamarckisme (neo omdat ik hier doel op de reductie van de theorie tot “*the inheritance of acquired characters*”)?

“Darwin’s theory of natural selection is more complex than Lamarckism because it requires *two* separate processes, rather than a single force. Both theories are rooted in the concept of *adaptation* - the idea that organisms respond to changing environments by evolving a form, function, or behaviour better suited to these new circumstances. Thus in both theories, information from the environment must be transmitted to organisms. In Lamarckism, the transfer is direct. [...] Darwinism, on the other hand, is a two-step process, with different forces responsible for variation and direction.

Darwinians speak of genetic variation, the first step, as “random” [...] with no preferred orientation in adaptive directions. [...] Selection, the second step, works upon *unoriented* variation and changes a population by conferring greater reproductive success upon advantageous variants.” (Gould, 1980: 78-9, z.c., m.o.)

Dat is volgens Gould het fundamentele verschil: Lamarck spreekt van een directe adaptatie, de behoeften en verlangens zorgen voor een directe verandering van het orgaan en dit wordt onmiddellijk in zijn verbeterde vorm doorgegeven. De variatie is onmiddellijk adaptief.

In bovenstaand citaat heeft Gould het over darwinisten, niet Darwin zelf, als hij zegt dat deze ervan uitgaan dat natuurlijke selectie selecteert tussen ruw materiaal: variatie zonder adaptieve voorkeur. Enerzijds heeft men variatie, willekeurig ontstaan, anderzijds natuurlijke selectie die meer reproductief succes toekent aan de voordelige eigenschappen en dan nog eens onrechtstreeks door de slechte te elimineren. Bij Lamarck is er geen ruw materiaal, ook de aanwezige variatie is reeds adaptief.

Maar in bovenstaand citaat spreekt Gould over de *darwinisten* en voor de Vries bijvoorbeeld is dit zeker waar: de variatie in een soort was willekeurig, niet noodzakelijk adaptief en op die variatie was er selectie.

Maar was het ook zo voor Darwin zelf? Als we Schwartz mogen geloven was dit onderscheid voor Darwin zelf, niet altijd duidelijk. Dit was juist zijn struikelblok.

Zijn theorie van erfelijkheid op basis van Lamarck formuleerde hij in notebook D.

“Basic to this theory was the idea that the features a parent passes on to its offspring depend upon how long the former has lived and how much or what experiences it has lived through. [...] For the older a potential parent is, the greater the opportunity to acquire new characteristics or to modify others.” (Schwartz, 1999: 170)

Welke eigenschappen overgeërfd werden en welke niet, hiervoor maakte Darwin een verschil tussen *mutilaties*, die niet erfelijk waren en een echt *voordelig bijgewerkte eigenschap*, wel erfelijk, zoals een langere hals bij een giraf bijvoorbeeld.

Mutilaties, afwijkingen en dus in zekere zin mutaties, zijn geen onderdeel van evolutie voor Darwin, zo merkt Schwartz (1999: 170) op:

“For Darwin, monsters and sports of nature, as well as their spawn, were only fleeting and ephemeral examples of epiphenomena that were totally irrelevant to the course of evolution.”

Darwin had hier vooral muilezels in gedachten: het gevolg van een kruising tussen een paard en een ezel, maar onvruchtbaar. Deze monsters stonden volledig los van evolutie, omdat ze niet traag bekomen waren.

Een muilezel is iets dat zeer snel ontstaat, als veulen van een paard en een ezel, maar evolutie was voor Darwin vooral een *traag* proces waarbij minieme veranderingen over lange tijd

leidden tot grote verandering. En het was de druk uit de omgeving die zorgde voor deze verandering. Bij het maken van een muilezel is er geen strijd mee gepaard gegaan en is er ook geen druk uit de omgeving, dus evolutie speelt hier geen rol. Adaptieve eigenschappen die worden doorgegeven aan de volgende generatie moesten eveneens langzaam aan verworven worden, om object te zijn van evolutie. Een muilezel krijg je als het ware gratis, dit is geen evolutie. Darwin:

“ ... [a]n animal ... is [only] able to transmit ... those peculiarities, to its offspring, which have been *gained slowly*.” (Geciteerd in Schwartz, 1999: 170)

Lamarck stelde dat er directe adaptatie was die werd doorgegeven aan de nazaten. Darwin aanvaardde deze theorie, maar de vraag hoe de erfelijke eigenschappen werden doorgegeven, werd niet opgelost door de stelling dat ze verbeterd doorgegeven werden, met andere woorden: het verklaarde de werking niet. Daarvoor gebruikte hij de idee van *pangeneses*.

Pangeneses besprak hij in zijn tweedelig werk *The Variation of Animals and Plants under Domestication*, een werk gepubliceerd na de *Origin* (Schwartz, 1999: 171-3). Deze theorie hangt samen met het idee dat de ouder in zijn geheel moet doordrenkt zijn met de verandering die het zal doorgeven en hoe ouder een ouder, hoe meer kans dat een verbeterde eigenschap zal doorgegeven worden. Alle lichaamsdelen samen maken een individu, maar de verschillende organen zijn volgens Darwin ook entiteiten op zich. Tijdens elke fase van ontwikkeling produceren de organen *gemullen*, die zich verstrooien over het hele lichaam en in staat zijn zichzelf te reproduceren. (Dit gaf een verklaring voor het feit dat amfibieën een verloren staart konden aanmaken, of een kiem van een plant een volledig nieuwe plant kon maken.) De totaalsom van alle gemullen van beide ouders samen, was datgene dat erfelijk was. De meeste van die gemullen zijn actief, maar sommigen ‘slapen’, ze worden doorgegeven van de ene op de andere generatie, zonder geuit te worden in lichamelijke kenmerken. Daardoor kwam het bijvoorbeeld dat af en toe een ‘oude’ eigenschap terug de kop opstak, wat hij een *atavisme* noemde. (Het tellen op de vingers bijvoorbeeld, was volgens Darwin zo’n verouderde eigenschap, die door middel van een atavisme de kop opstak.) Alle cellen bezaten deze gemullen, behalve de seksellen. De seksellen van beide ouders vermengden zich tijdens de bevruchting met elkaar, letterlijk: ze vormden een homogeen mengsel. Dit samensmelten verklaarde eveneens waarom kinderen vaak *intermediairen* zijn van de eigenschappen van beide ouders. Ouders werden eigenlijk terug kind.

Gemullen waren ook het resultaat van de bepaalde fasen van ontwikkeling die een individu doorliep: een kind groeide niet noodzakelijk uit tot een volwassene, het is eerder de opeenvolging van gemullen, verkregen tijdens de verschillende fasen, die de volwassene creëren. Hieruit volgde eveneens - weer Lamarck - dat gemullen ontstaan als volwassene, doorgegeven konden worden aan de nazaten. Meer zelfs, hoe ouder men was, hoe meer nieuwe eigenschappen men kon doorgeven aan de kinderen.

Schwartz merkt overigens op dat deze theorie van pangeneses van Darwin identiek is aan wat Hippocrates zoveel eeuwen geleden reeds had gebruikt om erfelijkheid te verklaren. Het enige verschil was dat Hippocrates het had over *zaden*, terwijl Darwin sprak over gemullen.

Vanwege zijn idee van het *samensmelten* (*blenden*) van de verschillende eigenschappen tijdens de erfelijkheid was er een *continuïteit*. Gepaard met deze idee was *de idee van vooruitgang*: aangezien indirect de meest voordelige eigenschappen geselecteerd werden door natuurlijke selectie en de adaptieve met de adaptieve eigenschappen samensmolten kon men er alleen maar op vooruitgaan. Monsters, in Darwins terminologie, vooral mutilaties, werden niet overgeërfd.

Dus er was vooruitgang, maar toch was deze traag: eveneens door dit samensmelten lijkt mij. Dit zorgde voor tussenstappen, intermediairen: een kind was een samensmelting van beide ouders. Dus als een voordelige eigenschap ontstond bij een van de ouders en deze erfelijk werd doorgegeven, hoe adaptief ook, ze werd steeds gemengd met de minder aangepaste adaptaties van de andere ouder, wat het proces eigenlijk tegenhoudt, met andere woorden: samensmelting kan evengoed temperen. Niet dat Darwin dit bij mijn weten incorporeerde in zijn theorie, maar het lijkt mij logisch dat als men ervan uitgaat dat eigenschappen samensmelten, die samensmelting de eigenschap tempert. Rood en wit geeft roos en als men ervan uitgaat dat rood adaptiever is, is de tussenstap roos een tempering van de adaptieve eigenschap rood.

Darwin - boven gezegd - neemt wel aan dat bepaalde gemullen *slapen* terwijl andere actief zijn, waardoor een eigenschap van één ouder geuit wordt en er geen samensmelten is, maar belangrijk is dat dit niet steeds het geval is: ze kunnen ook samensmelten. Darwin zelf zal waarschijnlijk gedacht hebben in termen van samensmelten als dit selectief voordeel gaf. De slapende gemullen waren dat wat zorgde voor atavisme: het opduiken van 'verouderde' eigenschappen. Verouderd wil hier evenveel zeggen als minder geëvolueerd. Darwin dacht in lineaire termen en wat ik boven zeg is eerder een terugkoppeling.

Dit samensmelten zorgde dus voor intermediairen, wat wees op continuïteit. Graduele veranderingen voltrokken zich over een lange tijdsspanne en hoe later een werk door Darwin geschreven, hoe langer de tijd werd die hij nodig achtte opdat die veranderingen zich zouden kunnen voltrekken.

“Ancestors and descendants Darwin argued, must be connected by “*infinitely numerous transitional links*” forming “*the finest gradually steps*”. Only an immense span of time had permitted such a sluggish process to achieve so much.” (Gould, 1980: 179)

Ook ging hij, in latere werken, meer en meer belang hechten aan directe adaptatie: in zijn boek over expressies (Darwin: 1999 (1889)) zijn de eerste drie hoofdstukken puur Lamarck.

Hij verklaarde hoe bestaande soorten transformeerden in de tijd, hoe er variaties waren binnen een soort, maar verklaarde niet hoe de verschillende soorten waren ontstaan, noch hoe nieuwe soorten uit oude soorten evolueerden.

Schwartz (1999: 171-2) toont aan dat in notebook D Darwin het had over wat men nu *allopatrische speciatie* noemt: een geografische barrière zorgt ervoor dat leden van dezelfde soort niet meer seksueel met elkaar in contact komen en na lange tijd zorgt dit voor speciatie. Maar Schwartz voegt er onmiddellijk aan toe dat dit in een werkboek van Darwin staat, niet in

zijn Origin zelf, dus de vraag rijst of hij het wel plausibel vond dat op deze manier soorten ontstonden. In ieder geval vond hij het duidelijk niet belangrijk genoeg om het te vermelden in een van zijn gepubliceerde werken.

5.1.3. Darwin, kind van zijn tijd

Darwin wou vooral begrijpen, hij was verre van een dogmatisch man. Hij zag dat er evolutie was en hij wou dit verklaren. Evolutie speelt zich enerzijds af, daar waar er strijd is en competitie en volgens Darwin alleen daar onder de vorm van, onder andere natuurlijke selectie. Hij liet zich bij de ontwikkeling van zijn selectieprincipe inspireren door de inductieve redeneringsvorm uit de filosofie, de ‘invisible hand’ van Adam Smith en de werken van Malthus. Maar anderzijds zag hij de verschillende soorten die een heleboel eigenschappen droegen die helemaal van geen belang waren voor natuurlijke selectie. Integendeel, er waren eigenschappen die werden geklasseerd als specifiek voor een soort, die niet alleen geen voordeel boden in de struggle for existence, maar bovendien het bestaan belemmerden.

De staart van een pauw bijvoorbeeld, is weliswaar zeer mooi, maar loop daar maar eens 24 uur 7 dagen lang mee rond, dat is niet echt evident. Natuurlijke selectie heeft vooral betrekking op eigenschappen in verband met zich kunnen voeden en zich kunnen verdedigen, opdat men kan blijven bestaan. Eigenschappen als een pauwenstaart, waren dus duidelijk een probleem voor Darwin. Daarbij komt *de utilitaristische gedachte* van zijn tijd: de staart moest een nut hebben. Komt daar nog eens bij dat volgens Darwin: “... *a species was a perfect fit for its environment.*” (Schwartz, 1999: 9).

Komt daar dan nog eens bij dat hij eerst en vooral het creationisme wou de nek omdoen: er was een “*descent with modification*”. Daarom zocht hij het in de details, meer bepaald “... *the useless, the odd, the peculiar, the incongruous - are the signs of history. They supply proof that the world was not made in its present form. When history perfects, it covers its own tracks.*” (Gould, 1980: 28-9). Organismen waren enerzijds perfect aangepast aan hun omgeving, elke eigenschap waarvan ze drager waren hielp bij het overleven in een bepaalde omgeving, maar anderzijds waren diezelfde organismen ook dragers van nutteloze, vaak belemmerende imperfecte eigenschappen, wat toonde dat ze geëvolueerd waren.

En met deze nutteloze eigenschappen bedoelde Darwin niet de reeds besproken ‘monsters’ zoals muilezels, maar eigenschappen zoals bijvoorbeeld een appendix. Wij hebben een appendix, die nu niet meer nuttig is, maar hij is dit ooit wel geweest. De appendix van andere zoogdieren heeft wel nog een functie - bewijs van evolutie - en onze appendix is kleiner dan van de meeste dieren die er een hebben, omdat de onze gekrompen is omwille van zijn nutteloosheid. Het zijn dus overblijfselen van voorouders en na een tijd zullen ze volledig verdwijnen aan de hand van disuse van Lamarck en natuurlijke selectie.

Maar niet alles kan nu-nutteloos-ooit-nuttig-geweest zijn, zeker niet in *Victoriaans Engeland* waar de *vooruitgangsgedachte* welig tierde. Alles had een functie, meer zelfs, de functie van de verschillende eigenschappen was dat ze je vooruithielpen. Wallace, tijdsgenoot van en hardcore darwinist: “*The assertion of ‘inutility’ in the case of any organ ...*

is not and can never be, the statement of a fact, but merely an expression of our ignorance of its purpose or origin.” (Geciteerd in Gould, 1980: 51)

Wat dan met de pauwenstaart? Nutteloos in die zin dat het een overgebleven eigenschap is die ooit geholpen heeft in de struggle for existence lijkt onwaarschijnlijk. Nuttig op dit moment in de struggle for existence: eveneens onwaarschijnlijk: zoals reeds gezegd, het is eerder een belemmering. Anderzijds wordt het overgeërfd, dus er moet een nut zijn: voordelige eigenschappen worden indirect geselecteerd.

Daarom ontwikkelde Darwin *seksuele selectie*, een derivaat van natuurlijke. Gould (1980: 51) toont aan dat er volgens Darwin twee manieren waren van seksuele selectie: mannen wedijverden onderling om toegang te krijgen tot vrouwen en vrouwen speelden eveneens een actieve rol omdat ze kozen tussen de verschillende mannen. Een pauwenstaart geeft dus enerzijds status aan mannen en vrouwen kiezen de mooiste. Zo werden dus eveneens eigenschappen geselecteerd. Seksuele selectie beschrijft Darwin in *The Descent of Man*.

Het was een afgeleide van natuurlijke selectie, maar het had ook betrekking op pangenesis. De vrouwelijke eigenschappen werden doorgegeven door gemullen afkomstig van de vrouw alleen, de mannelijke eigenschappen waren het resultaat van de gemullen van de man alleen. Dit gaf eveneens een verklaring voor *seksueel dimorfisme*³⁴, aanwezig bij verschillende soorten (Schwartz, 1999: 89).

De vooruitgangsgedachte van zijn tijd, gemengd met een goede scheut *imperialisme*, ook eigen aan die tijd, zorgde er eveneens voor dat Darwin geloofde in een raciale hiërarchie. Er had zich een progressieve transformatie voltrokken van de aap, langs de “primitieven” en “barbaren” zoals mensen uit andere culturen toen genoemd werden, naar de “geciviliseerde mens”.

Dit idee was verschillend van zijn tijdgenoten omdat zij dachten dat de “barbaarse rassen”³⁵ een verval gekend hadden. Darwin draaide de zaak om door te zeggen dat we eruit geëvolueerd waren, vooruitgang dus.

“It is apparently a truer and more cheerful view that progress has been much more general than retrogression; that man has risen, though by slow and interrupted steps, from a lowly condition to the highest standard as yet attained by him in knowledge, morals and religion.” (Darwin geciteerd in Schwartz, 1999: 88)

In 1863 had Thomas Henry Huxley voor zijn vriend Darwin aangetoond dat de mens het dichtst van al bij de primaten stond: de orang-oetang uit Azië, de gorilla en de chimpansee (bonobo’s werden toen nog beschouwd als chimpansees³⁶) uit Afrika. Mensen waren voor Darwin dus geëvolueerd uit primaten. Maar dewelke? Men kon slechts evolueren in een gebied waar er een grote selectiedruk was: in overeenstemming met de protestantse idee van die tijd: *een loon naar werken*, dus Azië kon het zeker niet zijn, een veel te zacht klimaat.

“On the other hand, there was Africa - particular southern Africa, to which Darwin specifically pointed - with its hot, arid, grassy expanses and its array of speedy

predatory animals. Now, this was the sort of setting, bereft of havens of safety and lacking in an abundance of readily available food resources, that could provide the kinds of pressures natural selection needed to work with.” (Schwartz, 1999: 83)

Bleven over: de gorilla en de chimpansee. De gorilla was sterk genoeg om voor zichzelf te zorgen, de chimpansee echter niet: dit was volgens Darwin een week dier. Als de mens uit dit week, zwak dier geëvolueerd zou zijn, zou er een grote selectiedruk geweest zijn. Chimpansees konden zich, volgens Darwin, bij gebrekkige kennis van deze primatensoort, niet goed verdedigen (wat Darwin niet wist is dat een volwassen chimpansee tot wel 500 kg met één hand kan verslepen) waardoor hieruit volgens Darwin sociale wezens zouden kunnen evolueren, die elkaar helpen in het overlevingsproces en door die toename in socialisatie zouden ze stijgen in mentale activiteit.

Binnen de menselijke soort was eveneens een progressieve evolutie van “barbaar” naar “geciviliseerde mens”. De meest “barbaarse” onder de “barbaren” was overigens voor Darwin de Tierra del Fuego, die hij tijdens één van zijn tochten met de Beagle had ontmoet en er waarlijk een schrik van had opgedaan (Schwartz, 1999: 95).

Enerzijds gebruikte hij het argument dat er een toename was in hersenvolume. Broca had aangetoond dat de West-Europeaan de grootste herseninhoud had, waarbij de toename vooral vooraan in de hersenen had plaatsgenomen, de plaats van mentale hersenactiviteit. De evenveel als Joden verstoten Australische Aboriginals hadden een kleinere herseninhoud, waren dus, volgens Darwin, “achterlijker” (Schwartz, 1999: 86-7).

Sir Charles Bell had het over de fronsspier, wat duidde op een duidelijke mentale activiteit, exclusief menselijk. Darwin aanvaardde dat alle menselijke “rassen” deze fronsspier hadden, maar waarschijnlijk hierdoor maakte hij de opmerking dat een denkend persoon niet noodzakelijk frons als hij denkt. Hij frons eerder bij onbegrip, verwarring, het is geen uiting van mentale activiteit. Darwin (1999 (1889): 226-7):

“Mensen uit alle rassen fronsen het voorhoofd wanneer ze op een of andere manier in hun gedachtegang worden gestoord, zo leid ik af uit de antwoorden die ik heb ontvangen op mijn vragenlijst. Ik heb de vraag echter slecht geformuleerd, want ik heb ‘in gepeins verzonken’ verward met ‘verstoord nadenken’. Niettemin is het duidelijk dat Australiërs, Maleiers, Hindoestanen, en Kaffers uit Zuid-Afrika fronsen als zij in verwarring zijn gebracht. Dobritzoffer merkt op dat ook de Guarani’s uit Zuid-Amerika in dergelijke situaties hun voorhoofd fronsen.”

Anderzijds was er in 1850, in Duitsland een Neanderthaler schedel gevonden. Deze zijn grotere herseninhoud verklaarde Darwin door te stellen dat de geciviliseerde West-Europeaan te vergelijken was met een gedomesticeerd dier. De geneugten van een moderne maatschappij bezittend had hij primitieve instincten - nodig om te overleven in de harde savanne - niet meer nodig, het was niet langer een voordelige eigenschap die hielp in de struggle for existence en werd daarom niet meer geselecteerd. Daarom was er een afname

van dat deel van de hersenen (niet Lamarck). Indirect werd geselecteerd op een toename van het ‘denkend’ deel, omdat dit nodig was in een gedomesticeerde maatschappij, Broca dus. “Primitieve barbaarse rassen” behoorden wel tot dezelfde menselijke soort, maar ze waren achterlijker, minder geëvolueerd dan wij, zij gebruikten nog steeds stenen werktuigen, wat de eerste mensen volgens Darwin eveneens deden, maar dankzij de metallurgie hadden Europeanen dit niet meer nodig, de “barbaren” wel, wat erop wees dat de West-Europeaan meer geëvolueerd was en het grootste denkvermogen had (Schwartz, 1999, 87-8).

5.1.4. Kritieken

Behalve zijn stellingen omtrent natuurlijke en seksuele selectie en allopatrische speciatie, worden alle bovenstaande ideeën van Darwin niet langer aanvaard, meer bepaald de imperialistische stellingen, het idee van directe adaptatie en pangenesis.

Darwin wou vooral aantonen dat er evolutie was op basis van natuurlijke selectie. Dit steunde op de idee dat voordelige eigenschappen indirect geselecteerd werden. Zo heeft men echter alleen een patroon van verschuiving van reeds bestaande eigenschappen, waarbij de beste eigenschappen blijven bestaan, de slechte verdwijnen.

Maar daarbij sukkelde hij enorm met de *vooruitgangsidee*, de mensen van nu waren meer geëvolueerd ten opzichte van de vroegere. Ze hadden niet enkel een verschuiving gekend binnen de bestaande eigenschappen naar de meest voordelige (reeds bestaande) eigenschappen, door een eliminatie van de minst voordelige. Er was niet enkel een indirecte selectie van adaptieve eigenschappen, de adaptieve eigenschappen werden ook steeds verbeterd. Probleem dan was hoe die verbeterde eigenschappen één, gemaakt werden, twee, behouden bleven, drie, doorgegeven werden. Hiervoor gebruikte hij niet meer of minder dan Lamarck. Niet natuurlijke selectie. Nooit heeft Darwin gezegd dat natuurlijke selectie zelf de oorzaak was van het *erfelijk* doorgeven van verbeterde eigenschappen. Natuurlijke selectie was datgene wat bestaande adaptieve eigenschappen hielp *in stand houden*, omdat organismen drager van die eigenschappen beter in staat waren te overleven, het was niet datgene dat ze maakte.

Natuurlijke selectie werkte niet enkel indirect, het was ook zeer *traag*: minieme veranderingen, leidden over enorme tijdsspannen allemaal samen tot grote veranderingen, of beter verschuivingen.

Hoe adaptieve eigenschappen werden gevormd beschreef hij ook niet. Wel was het zo dat ze doorgegeven werden van generatie op generatie en dit op twee manieren: *directe adaptatie* en *pangenesis*.

In zekere zin kan men zelfs concluderen dat voor Darwin directe adaptatie en pangenesis (op een niet beschreven manier) *creëerden* en natuurlijke selectie *elimineerde*. Natuurlijke selectie was de hoofdoorzaak van deze wijzigingen.

“I am convinced that natural selection has been *the main but not the exclusive means of modification.*” (Darwin in Gould, 1980: 50, m.c.)

Als we dit lezen als wijzigingen in bestaand materiaal (enkel verschuivingen) en we rekening houden met het feit dat voor Darwin evolutie traag en gradueel verliep, kan men er vanuit gaan dat volgens Darwin er misschien zeer moeizaam nieuwe eigenschappen gecreëerd werden en dat het daarom is dat natuurlijke selectie, als eliminerende factor, de hoofdoorzaak was.

Enerzijds toont Gould aan dat - boven reeds gezegd - Darwin vooral interesse had voor niet-perfecte eigenschappen, restanten van vroeger, omdat dit evolutie aantoonde. Anderzijds was hij kind van zijn tijd, vanuit de druk van de vooruitgangsidee zocht hij naar sporen van vooruitgang.

Uiteindelijk werd hij vijand van zichzelf, zoals Schwartz (1999: 88-9) aantoont:

“In the revised editions that followed the 1859 publication of *On the Origin of Species*, he weakened his original arguments in two major ways. First, his increasing reliance on conjectured scenarios of the “use and disuse of organs” [...] to explain evolutionary change [...]. Second, his insistence on evolutionary change resulting from the accumulation of minute differences from one generation to the next - revised in each edition [...] to require natural selection to pick and choose among increasingly longer periods of time over which any change of evolutionary significance could occur and, as a consequence, to invoke increasingly more ancient, and less believable, estimates of the age of the earth.”

Het is pas later dat natuurlijke selectie en het neolamarckisme voorgoed gescheiden werden.

Darwin kreeg meer en meer kritiek van zijn gelovige tijdsgenoten. De miljoenen jaren die eigen zijn aan het evolutieproces waren té lang volgens de berekeningen van de gelovige gemeenschap, maar uiteindelijk ook bijna voor onze tijdrekening.

Wat betreft *seksuele selectie*, was Alfred R. Wallace, hardcore darwinist, één van zijn voornaamste opposanten. Zoals reeds gezegd, alle eigenschappen hadden een *nut* voor deze, meer bepaald een nut in de struggle for existence, terwijl bij seksuele selectie teveel nadruk gelegd werd op eigenschappen die hier los van stonden, soms zelfs de strijd belemmerden. Wallace kon niet aanvaarden dat irrelevante eigenschappen eveneens geselecteerd werden (Gould, 1980: 51-2). En de idee dat de vrouw de mooiste staart selecteerde impliceerde een keuzevrijheid van dat dier en dus een op rede gebaseerd denken, wat niet in overeenstemming was met het beeld dat dieren functioneerden als machines.

Darwin ging ervan uit dat wij geëvolueerd waren uit chimpansees: de tussenwezens tussen deze primaten en de “primitieve mensen” werden omwille van hun zwakheid genoodzaakt om samen te werken en dit werkte dan intelligentie en moraal in de hand. Het was eveneens het gevolg van selectie. Wallace kon dat echter niet verkroppen, intelligentie en moraal, hoeveel

evolutie ook een rol speelt, dit was verkregen van hogerhand, God. Niet dat Darwin zich door deze kritiek liet intimideren, hij schreef Wallace:

“I hope you have not murdered too completely your and my child.” (Darwin, geciteerd in Gould, 1980: 53)

Maar dit was niet het enige dat tegenkantingen ondervond. Het idee dat eigenschappen samensmolten samen met zijn idee dat evolutie iets was dat zich voltrok door minieme veranderingen op lange termijn, impliceerde *intermediairen*. Die intermediairen zouden zichtbaar moeten zijn in de fossielen: het moest een overgang tonen van minder naar meer geëvolueerde soorten. Gevolg hiervan was dat er zich een ware heksenjacht ontketende:

“In the American West, fossil hunting took on the stereotype of the ruthless Old West. Fossil localities were kept secret and guarded by men with rifles. Armed guards also accompanied the trainloads of plaster-protected and crated fossils that often travelled by night in order to avoid detection. Sometimes, however, these attempts at secrecy did not work, and gangs from rival museums would successfully raid and loot the paleontological spoils of the competition.” (Schwartz, 1999: 89)

Maar niettemin bleven de intermediairen uit, er werden geen trage transformaties van de ene naar de andere soort gevonden, integendeel, in plaats van een gradueel beeld weer te geven, werden *hiaten* gevonden. Een nieuwe soort verscheen vrij abrupt, zonder dat er een spoor van tussenstappen aan voorafging.

Gepaard met deze idee van onnoemelijk kleine veranderingen, die zich gradueel voltrokken, was er de idee dat evolutie een immens *traag proces* was. Gould merkt op dat natuurlijke selectie op zich geen postulaten in verband met het tempo waarmee het proces zich voltrekt nodig heeft. Zijn vriend Thomas H. Huxley verwittigde Darwin hier reeds voor:

“You have loaded yourself with an unnecessary difficulty in adopting *Natura non facit saltum* so unreservedly.³⁷” (Huxley, geciteerd in Gould, 1980: 179)

Huxley zelf was een gelovige, maar aanvaardde evolutie evenals de hiaten die paleontologen vonden, evolutie voor hem was niet gradueel, het kende grote *sprongen* van de ene naar de andere soort.

Maar ook Darwins idee van *pangeneses* met daaraan verbonden de lamarckiaanse gedachte van *directe adaptatie* werd verworpen. Het idee dat gemullen, zich afscheiden van elk lichaamsorgaan naargelang de verschillende leeftijdsfasen en deze bij amfibieën bijvoorbeeld nieuwe staarten aanmaakten, evenals de idee dat ze onmiddellijk verbeterde eigenschappen of nieuwe eigenschappen konden doorgeven aan de volgende generatie werd door de cytologen voorgoed verwezen naar de prullenbak. Deze baseerden zich hiervoor op Galton, vader van de eugenetica³⁸, deze stelde dat het de reproductieve organen zelf waren die

zorgden voor erfelijk materiaal en eigenschappen niet samensmolten maar hun ‘identiteit’ behielden.

Rudolf Virchow stelde dat geen enkele ontwikkeling of nieuwe eigenschap de novo begint, zoals een plant een plant voortbracht, ontstond een cel daar waar er voordien reeds een cel bestond (Schwartz, 1999: 178-9).

August F. C. Weismann zei dat de dragers van het erfelijk materiaal de sekscellen waren en het erfelijk materiaal bevond zich niet in het cytoplasma van de cel, maar in de kern. Hij verwierp eveneens Darwins gedachte dat selectie zich voordeed op basis van de individuen van één generatie op de volgende. De germcellen (sekscellen) bezaten niet enkel erfelijk materiaal van de ouders, maar ook van de grootouders en overgrootouders en alle andere generaties die eraan vooraf gingen (ibid.: 180).

Darwin kreeg de ene kritiek na de andere, maar het was pas met de herontdekking van Mendel dat het hek volledig van de dam was.

5.2. De erfelijkheidswetten van Mendel

5.2.1. Mendel

Johann Mendel, later Gregor, zijn kloosternaam, was eerst en vooral een gelovige. Hij is begonnen aan de voorbereiding van zijn experimenten met zijn erwten in 1856: hij moest er zeker van zijn dat de eigenschappen van zijn erwten specifiek waren aan die erwten. Dit heeft twee jaar geduurd en dan is hij begonnen met het kruisen van zijn ‘pure’ erwten. Hij heeft de resultaten van zijn experimenten in 1865 bekend gemaakt en in 1866 gepubliceerd. De *Origin* van Darwin verscheen voor het eerst in 1859. Toen Mendel zijn voorbereidingen trof was hij dus nog niet op de hoogte van Darwins ideeën omtrent natuurlijke selectie, maar tegen de tijd dat Mendel zijn experimenten voltooid had waarschijnlijk wel. De ideeën van Darwin dat eigenschappen samensmelten en zijn theorie van pangenesis werden gepubliceerd in januari 1868. Dus die bevindingen kan Mendel ook niet geweten hebben.

Dit is belangrijk omdat Margulis zegt dat Mendel zijn ideeën vooral ontwikkelde om in te gaan tegen Darwin.

“Mendel’s purpose, in all likelihood, was to show the ultimate immutability of inheritance and therefore to counter, like some venerable and brilliant version of an oxymoronic modern day ‘creation scientist’, Charles Darwin’s Adam-smashing notion of the mutability of all species. [...] Mendel saw no evidence at all that species change and evolve. Red male and white female flowers produced seeds that grew into pink offspring. But the flowers generated by pink parents were just as red or just as white as their grandparents had been. Whatever his motivations, Mendel’s factors were correlated with the inheritance of unchanged characters.” (Margulis, 1999: 26-7)

Het is best mogelijk dat hij uiteindelijk de conclusie van zijn experimenten vooral zag als een idee tegen natuurlijke selectie en evolutie van Darwin, maar hij was reeds aan zijn experiment

begonnen drie jaar voor de *Origin* verscheen. Mendel kon dus niet geweten hebben wat Darwin drie jaar later ging schrijven en Darwins ideeën over pangenesis verschenen na de publicatie van Mendels artikel. Dat Mendel zijn theorie zou ontwikkeld hebben als reactie op het idee van evolutie, laat geen twijfel, maar of het Darwins idee van evolutie was is niet zeker. Schwartz (ibid.: 182):

“[...] Mendel had probably been schooled not only in matters of the cell, fertilization, and organismal growth, especially plant growth and the work of Nägeli, but also in a language of evolution. And it was apparently an interest in the latter subject that led Mendel to pursue his experiments in plant hybridization.”

Mendel, inwoner van een klooster, zal wel aanvaard hebben dat God de soorten er had gezet en zal waarschijnlijk zijn ideeën wel ontwikkeld hebben als kritiek op het idee van evolutie, maar evolutie op basis van natuurlijke selectie is een idee dat hij niet kende bij zijn proefopstelling, misschien wel tijdens het uitvoeren van zijn experimenten.

Zoals Margulis het zegt: rood en wit geeft roos, maar roos geeft terug rood en wit, dus er heeft zich geen mutatie, noch samensmelting voorgedaan, geen evolutie. De mendeliaanse erfelijkheidswetten hebben slechts betrekking op individuele variatie.

De eigenschappen worden onveranderd doorgegeven. Eigenschappen ontstonden niet *de novo*, bij een kruising ontstond niets nieuws in de zin dat er een overgang naar een andere toestand was. De eigenschappen waren reeds aanwezig en bleven onveranderd. Er was geen evolutie, enkel een terugkerend patroon, dat weliswaar variatie toeliet, maar binnen datzelfde patroon van reeds bestaande eigenschappen.

Wanneer een eigenschap niet tot uiting kwam, was dit niet omdat ze verdwenen was of vervangen, ze werd gemaskeerd. Er waren dominante en recessieve eigenschappen waarbij de laatste gemaskeerd werden door de eerste. Factoren behielden onveranderd hun identiteit.

Dat terugkerend patroon van onveranderde eigenschappen bleek een aantal wetmatigheden te bezitten. In hedendaagse termen worden de factoren *genen* genoemd. Een gen heeft minstens twee *allelen*, die kunnen *dominant* zijn, wat wordt aangeduid met een hoofdletter of *recessief*, aangeduid met een kleine letter. Laat ons, om het simpel te houden, aannemen dat er maar twee kleuren van ogen bestaan in een populatie: blauwe en bruine, dus geen groene, groengrijze, perline, enzovoort. En laat ons aannemen dat alle organismen hun beide ogen dezelfde kleuren dragen, want er zijn mensen die één blauw of groen en één bruin oog hebben. Blauwe ogen (b) zijn recessief aan bruine ogen (B). Wanneer iemand blauwe ogen heeft, kan dit enkel het geval zijn als die persoon drager is van de *homozygotische recessieve* staat (bb). Iemand met bruine ogen kan drager zijn van de *homozygotische dominante* staat (BB) of de *heterozygotische staat* (Bb), waarbij het dominant allel (B) het recessieve (b) maskeert.

De eerste wet van Mendel, de gelijkvormigheidswet, stelt dat homozygoten voor de dominante staat (BB) gekruist met homozygoten voor de recessieve staat (bb) in de eerste generatie zullen leiden tot enkel heterozygoten (Bb). De heterozygotische staat (Bb) is de staat die over het algemeen het meest voorkomt in de populatie: bruine ogen dus. Wanneer

twee individuen met de heterozygotische staat paren ($Bb + Bb$) zijn er derhalve vier mogelijkheden: BB , Bb , bB en bb . Er is dus drie keer meer kans dat een kind met bruine ogen geboren wordt dan een kind met blauwe ogen.

De tweede wet van Mendel, de segregatiewet, stelt daarom dat er op het niveau van het fenotype sprake is van een 3 tot 1 ratio en op het niveau van het genotype van een 1 tot 2 tot 1 ratio (1 keer BB , 2 keer Bb en 1 keer bb). Dit patroon zal zich ideaal ook zo uiten in een gehele populatie. Formeel wordt dit geduid met de volgende formule: $(A+B)^2$ geeft $A^2 + 2AB + B^2$ ³⁹.

De derde wet van Mendel, de wet van onafhankelijke segregatie, heeft betrekking op kruisingen van dihybriden (twee kenmerken) en stelt dat deze kunnen begrepen worden als twee onafhankelijke monohybride kruisingen (bovenstaande).

Het mag duidelijk zijn dat alle bovenstaande termen abstracties zijn, ontwikkeld voor men de genetische code heeft gebroken.

Toen Mendel zijn bevindingen bekendmaakte, kreeg hij echter geen gehoor, de meesten dachten dat het patroon zou doorbroken worden, waarschijnlijk eveneens omdat het publiek dacht in termen van evolutie (ibid.: 182-7).

5.2.2. De herontdekking van Mendel

Hugo de Vries, Karl E. Correns en Erich T. Von Seysenegg herontdekten, begin deze eeuw, onafhankelijk van elkaar dezelfde erfelijkheidswetten. de Vries en William Bateson waren evolutiebiologen maar ze verwierpen Darwins idee en beide gebruikten ze hiervoor Mendel.

(1) de Vries

de Vries (Schwartz, 1999: 189-90) ontwikkelde op basis van Mendel en als kritiek op Darwin de theorie van *intracellulaire pangenesis* en de *mutatietheorie*.

De gemullen van Darwin werden door de Vries pangenen genoemd. Deze bevonden zich op het niveau van de cel en waren afzonderlijke eenheden. De pangenen van de seksellen bezaten het erfelijk materiaal. Weismann had voor eens en voorgoed komaf gemaakt met het idee dat gemullen zich tijdens het leven vormden en aangepast doorgegeven konden worden, wat zowel Darwin als Lamarck stelden. Niemand, ook de Vries niet, verdedigde hierna nog die gedachte.

de Vries verwierp eveneens de idee dat eigenschappen samensmolten, op basis van Mendel, die aantoonde dat het *afzonderlijke eenheden* waren.

Vanwege het samensmelten van eigenschappen ging Darwin ervan uit dat variatie tussen de individuen continu was en selectie zich afspeelde op het niveau van die individuen.

de Vries verwierp beide. Eigenschappen konden *discontinu* zijn, juist omdat ze niet samensmolten. De individuele variatie binnen een soort was het gevolg van de samenstelling en het aantal pangenen en deze kleine verschillen zorgden voor variatie, maar hadden niets van doen met evolutie. De bestaande pangenen veranderden niet, zij leidden niet tot iets nieuw.

Nieuwe pangenen waren het gevolg van *mutaties* die zich voltrokken tijdens de replicatie van de seksellen. Deze mutaties waren de basis van evolutie.

Darwin ging ervan uit dat de monsters geen deel uitmaakten van evolutie, omdat ze niet erfelijk waren. De Vries echter had tijdens experimenten nieuwe eigenschappen kunnen selecteren waardoor ze met een grotere waarschijnlijkheid voorkwamen.

Deze mutaties ontstonden, weer in tegenstelling tot Darwin, *willekeurig*, ze waren niet noodzakelijk adaptief. Mutanten ontstonden toevallig en hierop werd dan geselecteerd. Selectie speelde zich dus niet af op het niveau van de individuen maar op het niveau van mutaties en selectie was vooral een elimineren van nadelige eigenschappen in plaats van een selecteren van voordelige.

Diezelfde mutanten konden zeer *snel* verspreid worden in de populatie en zij waren het die leidden tot nieuwe soorten, een proces dat zich zeer snel, door de discontinuïteit van de eigenschap, kon voordoen.

“Although there is continuity of life from one generation to the next, the evolution of novelty and, eventually, of new species is discontinuous in nature. It is saltational.”
(ibid.: 191)

(2) Bateson

William Batesons (Schwartz, 1999: 193-215) oorspronkelijke bedoeling was de theorie van Darwin te bevestigen. Maar eveneens op basis van Mendel verwierp hij uiteindelijk Darwins idee.

Het was niet zo dat de omgeving het individu veranderde, de mening van Darwin, de omgeving kende een continuïteit, organismen echter kenden dit niet. In tegenstelling tot Darwin ging Bateson ervan uit dat deze *discontinuïteit* de oorzaak was van evolutie. Nieuwe eigenschappen waren discontinu omdat deze *snel*, soms ineens, ontstonden, in plaats van via een graduele accumulatie van kleine veranderingen. Mutaties waren niet noodzakelijk adaptief, integendeel, die eigenschappen specifiek voor een soort waren meestal van *geen enkel nut* wat betreft de overlevingskansen. Daarom verwierp hij de idee dat natuurlijke selectie indirect adaptieve eigenschappen selecteerde, waardoor nieuwe soorten ontstonden.

Nieuwe soorten ontstonden niet door natuurlijke selectie en ook niet door druk uit de omgeving. Soorten ontstonden uit oude soorten, maar hoe dit gebeurde wist hij niet, duidelijk voor hem was dat het in ieder geval los stond van een continue overgang. De oorsprong van soorten en de relatie *tussen* verschillende soorten was *discontinu*, wat hij concludeerde op basis van de fossielen. Dit verschilde van de *continuïteit* die zich afspeelde *binnen* de soorten.

Ook Mendel was van geen belang om evolutie te begrijpen; dit had eveneens betrekking op continuïteit: de erfelijke eigenschappen werden doorgegeven, of daarbij de dominante eigenschappen driemaal meer werden doorgegeven dan recessieve, was van geen enkel belang voor evolutie.

“Whatever the ultimate cause or causes of discontinuous variation, it is the phenomenon of discontinuity in nature that for Bateson holds the key to the mystery of species. As he wrote [...]: “*On this hypothesis, therefore, Variation, whatever may be its cause, and however it may be limited, is the essential phenomenon of Evolution. Variation, in fact, is Evolution.*” But here variation is discontinuous, not the continuous variation that was fundamental to Darwinism.” (ibid.: 204)

Bateson aanvaardde dus het fenomeen evolutie, maar hij aanvaardde eveneens het fenomeen van discontinuïteit: de hiaten waarmee de paleontologen te kampen kregen, waren wat ze zijn: *hiaten*, er waren geen intermediären die nog ontdekt moesten worden. Daarom was vooral de discontinuïteit datgene dat evolutie kon verklaren, niet de continuïteit.

Hoe evolutie zich voordeed en nieuwe soorten ontstonden, wist hij niet, maar het was zeker niet gradueel, niet mendeliaans, niet via natuurlijke selectie - of deze nu enkel nadelige eigenschappen elimineerde of ook een creatieve rol uitvoerde door indirect of direct voordelige eigenschappen te selecteren - en het was ook niet de omgeving die een druk uitoefende op het organisme waardoor het zich genoodzaakt zag zich eraan aan te passen.

Continuïteit was iets dat zich binnen een soort afspeelde. Soorten waren het gevolg van discontinuïteit. Daarom was het niet de erfelijkheid van eigenschappen binnen een soort, maar de *steriliteit* tussen de soorten, de discontinuïteit van erfelijkheid, dat voor hem een beeld gaf van hoe evolutie zich voordeed.

Bateson (samen met Saunders) ontwikkelde ook voor het grootste deel de terminologie die vandaag nog steeds gebruikt wordt binnen de populatiegenetica en ‘*the Vibratory theory of repetition of parts*’. Hierin legde hij sterk de nadruk op zich herhalende delen: cellen, twee handen, twee voeten,... Geen wonder dat hij in 1888 schreef:

“My brain boils with Evolution ... It is becoming a perfect nightmare to me.” (Bateson, 1888, geciteerd in Schwartz, 1999: 193)

5.3. De populatiegenetici

Thomas H. Morgan, Ronald R. Fischer, John B. S. Haldane en Sewall Wright verzoenden Mendel met Darwin. Hun theorieën zouden de basis vormen voor de Moderne Synthese, waarbij de erfelijkheidswetten van Mendel en natuurlijke selectie samen het standaardparadigma vormen binnen de hedendaagse biologie.

5.3.1. Morgan

Morgan werd boven reeds aangehaald, als diegene die stelde dat wat betreft erfelijkheid en evolutie, de celkern belangrijk was en alleen die. Maar dit was de latere Morgan. De jonge

Morgan verwierp zowel Darwin als Mendel, alhoewel hij Mendel gebruikte als kritiek op Darwin.

Morgan (Schwartz, 1999: 226-232) aanvaardde Darwins ideeën over selectie en adaptatie niet, wij waren volgens hem niet in staat om te oordelen over wat al dan niet adaptief is voor een organisme. Organismen veranderden niet om beter aangepast te zijn aan de omgeving, sommigen waren niet aangepast en anderen waren te veel afgestemd op hun omgeving, wat eveneens gevaarlijk was, want de minste omgevingsverandering kon zo zorgen voor het uitsterven van de soort.

Adaptatie en *evolutie* waren twee totaal verschillende fenomenen en het was fout om adaptieve eigenschappen te evalueren vanuit evolutionair perspectief of omgekeerd.

Dat soorten soms te weinig of juist teveel aangepast waren aan hun omgeving was beter te begrijpen zonder het idee van een selectiedruk. Het willekeurig ontstaan van nieuwe mutaties en het blijven bestaan van deze mutaties ontstonden daarom volgens hem zonder competitie, zonder strijd en bijgevolg zeer *snel*, hij aanvaardde *discontinuïteit*. Of individuen overleefden met deze nieuwe eigenschappen of ze gingen dood, maar daar was geen natuurlijke selectie bij nodig, hier was *geluk* nodig. Geluk was de basis van evolutie.

“The destruction of the unfit, because they can find no place where they can exist, does not explain the origin of the fit. [...] Nature’s supreme test is survival. She makes new forms to bring them to this test through mutation, and does not remodel old forms through a process of individual selection.” (Morgan, geciteerd in Schwartz, 1999: 230)

Maar na experimenten uitgevoerd met fruitvliegen veranderde Morgans visie op evolutie en adaptatie volledig.

De chromosomen waren ontdekt door Theodore Boveri, die stelde dat deze een rol speelden in de ontwikkeling. Hij legde de link tussen abnormaliteiten en extra chromosomen of abnormale combinaties.

Walter S. Sutton baseerde zich hierop. Als het inderdaad zo was dat chromosomen gelinkt waren aan lichamelijke eigenschappen en als de gameten (de sekscellen) van beide ouders de helft van de chromosomen dragen, die na de vereniging in de zygote door meiose nieuwe gameten vormen, dan kon men op deze manier dominante en recessieve eigenschappen van de ene op de andere generatie doorgeven, via seks. Hij combineerde met andere woorden de chromosomen met de theorieën van Mendel. Edmund Wilson, noemde dit later de Chromosoomtheorie.

De Belg F. Janssens legde de link tussen genen en chromosomen en ontdekte eveneens dat chromosomen kunnen kruisen en informatie onderling konden uitwisselen.

Morgan baseerde zich hierop. Hij verklaarde dat een chromosoom meerdere factoren (genen) kon dragen en dat soms verschillende factoren samen zorgden voor één eigenschap of dat verschillende eigenschappen alleen samen geselecteerd kunnen worden. Morgan was in staat recessieve eigenschappen van zijn fruitvliegen te selecteren en ze tot uiting te brengen alsof ze de dominante eigenschap was van die populatie. Zo kreeg hij op zeker ogenblik zelfs

oogloze fruitvliegen (dit was geen mutatie, dit was een recessieve eigenschap, want na paring met wilde fruitvliegen kwam deze eigenschap niet tot uiting). Hij reduceerde de lengte en de vorm van vleugels, haar, veranderde de kleur. Hij merkte daarbij op dat het soms onmogelijk was bepaalde eigenschappen van elkaar te onderscheiden, selecteerde men één eigenschap, de andere werd mee geselecteerd. Het was dus niet zo dat factoren onafhankelijk waren van elkaar.

Hij heeft nooit een nieuwe soort gecreëerd. Mutaties ontstonden toevallig en deze selecteerde hij dan verder. Hij erkende het feit dat hij nooit een soort heeft gecreëerd. Ook wist hij dat selectie van een bepaalde eigenschap niet ad infinitum kan doorgaan. Men kan bijvoorbeeld selecteren op de lengte van een staart bij muizen. Wanneer men muizen met een lange staart, laat paren, dan zullen hun jongen eveneens lange staarten hebben, vaak zelfs langer dan die van de ouders. Combineert men in de volgende generatie de langste staarten met de langste, dan zullen deze hun jongen terug langere staarten hebben. Maar dit proces gaat niet ad infinitum door. Op een bepaald ogenblik zullen organismen met langere staarten gecombineerd met langere staarten, geen jongen met nog langere staarten produceren. De erfelijkheid, of genetische aanleg om lange staarten te hebben houdt hierbij niet op te bestaan, wel de erfelijkheidsgraad: het maximum van selectie is bereikt, waardoor niet langer geselecteerd kan worden op die bepaalde eigenschap. Op dit punt gekomen spreekt men in de literatuur van *een plateau of de muur van selectie*. Zowel bij fruitvliegen als bij muizen werden dergelijke experimenten uitgevoerd (zie onder andere Maynard Smith, 1993: 150-163).⁴⁰

“‘Selection’, Morgan concluded, ‘has not produced anything new, but only more of certain kinds of individuals.’ But he added, ‘[e]volution ... means producing more new things, not more of what already exists.’ And it is at this point in the process that the concept of mutation entered into Morgan’s theory: Mutations, even though they seemed to produce only minor or insignificant variations, nonetheless introduced the novelty upon which a kind of natural selection could act.” (ibid.: 241)

Toch waren voor hem deze experimenten in het labo een representatie van wat zich in het wild, op langere termijn voltrok. Toevallige mutaties zorgden voor minieme variaties wat op lange termijn leidde tot grotere veranderingen en misschien wel nieuwe soorten.

Hij maakte eveneens komaf met de idee dat soorten op morfologische wijze (qua lichaamsvorm, anatomisch bouwplan) van elkaar gescheiden dienden te worden, *steriliteit* kon eveneens een barrière tussen soorten vormen (ibid.: 232-239).

Aan de hand van deze experimenten stelde hij dat evolutie wel het resultaat kon zijn van *adaptatie* en adaptatie was een *doelgericht proces*. Een mutant bleef volgens Morgan toevallig ontstaan, maar als hij bleef bestaan dan had de mutatie een adaptieve betekenis. Een willekeurige mutatie die nadelig was, benadeelde het individu zijn overlevingskansen, werd dus minder waarschijnlijk verspreid.

Uiteindelijk aanvaardde hij eveneens dat evolutie een gradueel proces was dat zich voltrok via minieme variaties. Maar de idee van strijd heeft hij nooit aanvaard, het was niet een

struggle for existence, maar *een behouden van het bestaan(de)* dat belangrijk was, het verzekeren van succes daar waar er reeds succes was. Morgan (in *ibid.*: 233): “*In evolution nothing succeeds like success.*”

Evolutie nu, was de incorporatie, van een nieuwe adaptatie in een populatie (die er kwam door een willekeurige mutatie). Willekeurige mutaties konden voordelig, nadelig of neutraal zijn.

Voordelige mutaties gaven het individu meer kans om te overleven en werden daardoor automatisch meer verspreid in de populatie. *Natuurlijke selectie* zorgde dan voor de *verspreiding* en *toename* in de populatie, van die voordelige mutaties, maar ze was niet de oorzaak van het ontstaan van die mutaties. Dat was willekeurig. Nieuwe factoren, ontstaan door willekeurige mutaties, stonden *los* van natuurlijke selectie. Zodra nieuwe factoren aanwezig waren en ze behouden bleven, kon natuurlijke selectie slechts een minieme rol spelen in het verspreiden van de reeds bestaande eigenschappen, maar veranderde daarbij deze eigenschappen niet (*ibid.*: 232-240).

In 1902 had George Yule aangetoond dat ondanks variaties afzonderlijke eenheden zijn en ze discontinu zijn, de variaties zo miniem zijn dat men ze eigenlijk wel als continu kon zien. De discontinuïteit die de Vries en Bateson gebruikten om verschillende soorten te scheiden, was overdreven, *Mendel en Darwin konden verzoend worden.*

In 1908 berekende Godfrey Hardy dat de twee allelen van hetzelfde gen binnen één generatie reeds het 3 tot 1 ratio van Mendel zouden bereiken. Vanaf dan kon men spreken van een *equilibrium*: de frequentie en expressie van die twee allelen was van dan af hetzelfde voor alle generaties die volgden. Vanaf dan aanvaardde iedereen Mendels ratio als datgene dat betrekking had op continue variatie.

5.3.2. Fischer

De eerste die Mendel en Darwin mathematisch verzoende was Fischer.

“*Natural selection is not Evolution.* Yet ever since the two words have been in common use, the theory of Natural Selection has been employed as a convenient abbreviation for the theory of Evolution by means of Natural Selection, put forward by Darwin and Wallace. This has had the unfortunate consequence that the theory of Natural Selection itself has scarcely ever, if ever, received separate consideration.” (Fischer, geciteerd in Schwartz, 1999: 247-8, m.c.)

En uiteraard, Fischer voelde zich geroepen om hier een eind aan te maken. Natuurlijke selectie was enkel via Mendel te begrijpen. Er was een *continue variatie* en hierop werd geselecteerd. Als er *discontinue variatie* was, dan zou een soort volgens hem niet meer evolueren. Evolutionaire verandering was *progressief* en alleen maar progressief, dit was evident voor Fischer: het was te merken in het bestaan van complexe (zeg maar hogere) organismen en *fitness* hing vast aan *reproductief succes* wat afhankelijk was van *genetische variatie*.

Fischer ontwikkelde, aan de hand van gedachte-experimenten, het volgende principe van natuurlijke selectie:

“The rate of increase in fitness of any organism at any time is equal to its genetic variance in fitness at that time.” (Fischer, geciteerd in Schwartz, 1999: 250)

Natuurlijke selectie had niets van doen met kans, natuurlijke selectie speelde zich af op het niveau van individuen, meer specifiek op het niveau van hun genetische variatie. Hoe groter deze was, hoe fitter het organisme. Variaties waren adaptief als deze het reproductief succes vergrootten.

Achteruitgang was niet mogelijk, er was slechts een accumulatie van adaptieve eigenschappen. Een eigenschap was voor Fischer adaptief, voor zover we ons een situatie konden voorstellen waarbij het organisme minder aangepast zou zijn. Nieuwe variaties ontstonden enkel in de *recessieve staat* door mutaties. Als zo’n recessieve mutant wou meespelen, moest dit het dominant gen op dezelfde plaats zien te overmeesteren. Het dominante gen noemde hij de “*unsuccessful competitor*”.

De recessieve mutant moest dus trachten de dominante te domineren, hij noemde dit de “*dominance theory*”, enkel zo kon evolutie zich voltrekken. Het was natuurlijke selectie die deze recessieve mutant hielp behouden en verspreiden in de populatie, meer bepaald de voordelige recessieve mutanten. Eigen baseerde zijn theorie op Fischers dominance theory : de quasi-species verwerpen de wild type.

De beste manier van verspreiden was via de *heterozygotische toestand*, zo was het niet noodzakelijk dat de mutant tot uiting kwam in de populatie, maar kon het zich onopgemerkt verspreiden. Dit was eveneens meer gradueel, waar hij de voorkeur aan gaf. Uiteindelijk zou de recessieve mutant dominant worden (Schwartz, 1999: 247-253).

Ook bij het *speciatieprobleem* was van belang dat de wild type zelf, niet meer evolueerde, deze was ooit wel oorzaak geweest van evolutie, maar veranderde daarna niet meer.

“Fischer recognized that although individuals of the same species may indeed differ in their individual genotypes, by far the vast majority of their genetic loci must be held in common by them all, by virtue of their common heritage. At one time or another, and in distant ancestors, these commonly shared genetic loci must have been advantageous mutations. Clearly, for Fischer, the significant aspect of a group of individuals being members of the same sexually reproductive species was the fact that they shared the same genes. And this sharing of genes meant that these individuals maintained a potential if not a real reproductive relation to one another. It was the expressed overall genetic similarity among individuals of the same species, Fischer reckoned, that somehow informed the systematist or taxonomist who was trying to identify that species.” (Schwartz, 1999: 254)

Fischer zag natuurlijke selectie als een onophoudelijk gradueel lineair proces, soorten veranderden onophoudelijk in de richting van een grotere adaptatie, optimalisatie. Er was een continuïteit van variatie, discontinue variatie (zoals die van Bateson) kon niet aan de oorzaak liggen van speciatie, want als dit het geval was kon ze niet blijven evolueren.

Genotypen konden verschillen van elkaar, maar volgens Fischer kenmerkt een soort zich vooral door de realiteit of de mogelijkheid dat die individuen seksueel met elkaar konden omgaan, ondanks die verschillende genotypen. Speciatie lag in het verlengde van dit model.

“With the engine of continual, gradual evolutionary change being fuelled by an uninterrupted exchange of genes among members of sexually reproductive species, Fischer had to propose a mechanism that would create diversity. Without some way of breaking the exchange of genes, or the gene flow, species would continue to evolve without end.” (Schwartz, 1999: 254)

Met andere woorden we zouden vanaf het begin tot nu één enkele soort hebben die zich lineair steeds verbeterde, de wild type werd vervangen door een adaptievere mutant die zelf de wild type werd die weer werd vervangen door een adaptievere mutant... zonder einde. Herinneren we ons bovenstaande: de wild type stort ineen, ze blijft niet bestaan, ze wordt volledig vervangen. Verschillende soorten kunnen zo niet samen leven, het is steeds een vervangen door een betere.

Hoe was het dan mogelijk dat er *verschillende* soorten waren ? Vanwege diezelfde lineaire evolutie. Als leden van dezelfde soort geografisch van elkaar gescheiden (*allopatrische speciatie*) werden en er dus geen gene flow (uitwisseling van genen bij paring) meer was tussen de twee groepen, zouden deze elk, afzonderlijk van elkaar, lineaire adaptaties ondergaan. Als de omgeving, datgene waaraan het individu zich optimaal aanpast, verschilde, zouden de twee groepen verschillende lineaire evoluties ondergaan en gegeven voldoende tijd zouden de twee groepen seksueel incompatibel zijn. Vanaf dan had men twee soorten, elke soort was weliswaar het best aangepast aan zijn omgeving, maar de omgeving verschilde waardoor ook de adaptaties verschilden.

Nieuw was dat Fischer de omgeving niet louter definieerde als de externe omgeving, ook het *intern milieu* van het organisme zelf, kon voor verschillende adaptaties zorgen. Een te vroeg of te laat reageren op de paartijd isoleerde leden van dezelfde soort, waardoor seksuele incompatibiliteit kon ontstaan. Of een seksueel verschillend reageren op bepaalde prikkels kon een soort doen splitsen.

Dit laatste, merkt Schwartz op, is wat Hugh Paterson in zijn model van “*the species mate recognition system*”, in 1985 ontwikkelt, benadrukt. Het is mogelijk dat leden van dezelfde soort, die ondanks het feit dat ze seksueel compatibel zijn, geen gene flow onderling hebben, omdat ze elkaar niet herkennen als potentiële partner. Het verliezen of aanmaken van een bepaalde sleutelprikkels, een anders reageren op een bepaalde stimulus, kan ervoor zorgen dat leden van dezelfde soort, niet paren, wat eveneens voor een barrière zorgt, waardoor gegeven genoeg tijd, soorten reëel niet meer seksueel compatibel zijn (Schwartz, 1999: 253-7).

5.3.3. Haldane

Haldane (Schwartz, 1999: 258-63), ook in de jaren dertig, ging er eveneens van uit dat mutatie *willekeurig* ontstond en dan pas natuurlijke selectie aan het werk ging. Fischer ging ervan uit dat een soort zich steeds verfijnde, adapteerde aan zijn omgeving, zelfs al was deze omgeving constant. Haldane echter had een andere mening: individuen die zich in een constante omgeving bevonden, kenden de minste veranderingen, omdat er hier geen struggle for existence en derhalve *geen selectiedruk* was, die zorgde voor een nood aan veranderen. Wanneer de selectiedruk afnam, kon een eigenschap, om het even dewelke, zich zeer snel verspreiden, waardoor er weer een verhoogde selectiedruk ontstond die de slechte elimineerde. Natuurlijke selectie was niet het enige proces dat zorgde voor evolutie.

Nieuwe soorten konden zeer snel ontstaan, soms zelfs binnen één generatie. Binnen een bestaande soort waren er slechts trage verfijningen, die zich niet noodzakelijk voltrokken. Haldane zag "*meiotic arrest*" bij planten bijvoorbeeld eveneens als datgene dat kon leiden tot een nieuwe soort. Bij meiotic arrest is er een verdubbeling van het aantal chromosomen, waardoor de kinderen onmiddellijk verschillend zijn van de oorspronkelijke populatie. (Een principe dat Margulis eveneens gebruikt bij haar theorie over hoe meiose ontstaan zou zijn, als abortief kannibalisme.)

Soorten konden ook afgescheiden worden door *allopatrische speciatie door perifere isolatie*. Dit wil zeggen dat een kleine, niet-representatieve groep van een soort geïsoleerd raakt. Er ontstaat inteelt in die kleine populatie, waarbij recessieve eigenschappen naar boven komen. Recessieve eigenschappen zijn vaak niet adaptief, albinisme bijvoorbeeld is op deze manier ontstaan. Haldane ging er evenwel van uit dat een adaptieve eigenschap, willekeurig ontstaan, zich beter kon verspreiden in de recessieve staat en door *inteelt* uiteindelijk tot uiting kon komen, zeker als het ging om een enkele mutatie. Een enkele mutatie zou zich zeer moeilijk in een grote populatie kunnen verspreiden en uitsterven. Speciatie gebeurde zo zeer *snel*. Dit werd eveneens gebruikt door Gould en Eldredge, daar komen we straks op terug.

Haldane benadrukte eveneens het belang van de studie van parasieten en hun gastheren, om te onderzoeken wat de gemeenschappelijke voorouder was van verschillende soorten. Een argument dat hij gebruikte tegen creationisten.

"If two animals have a common ancestor, their parasites are likely to be descended from those of the ancestor." (Haldane, geciteerd in Schwartz, 1999: 259)

Ook dit wordt vandaag, samen met de vergelijkende sequentie analyse nog steeds gebruikt om evolutionaire lijnen te traceren.

5.3.4. Wright

De laatste populatiegeneticus die Darwin met Mendel verzoende in de jaren dertig, was Wright.

Wright (Schwartz, 1999: 265-6) benadrukte, net zoals Haldane, dat bij *inteeft* er een tendens was waarbij homozygoten voor de recessieve staat naar boven kwamen die anders niet tot uiting kwamen in de populatie. Het gevolg van inteelt was dat, vaak nadelige, eigenschappen geuit en verspreid werden in een populatie die anders verborgen bleven.

Kruisingen langs de andere kant, zorgden voor heterozygotische condities, wat een grotere metabolische activiteit in de hand werkte: er waren twee verschillende allelen. Heterozygotische condities kenden in tegenstelling tot inteelt een tendens om nadelige, vaak recessieve, eigenschappen te maskeren.

Maar Wright benadrukte dat noch inteelt, noch kruising enige rol speelde bij het ontstaan van *nieuwe* eigenschappen. Beiden zorgden slechts voor een *verschuiving* van de manier waarop een bepaalde eigenschap werd geuit. In de jaren zestig ontwikkelde hij zijn "*Shiftig Balance Theory of Evolution*".

Theoretisch gezien kan men volgens Wright stellen dat een populatie zich in een *quasi-equilibrium* bevindt. Veranderingen, storingen in dit quasi-equilibrium zorgen dan voor *evolutie*.

"Wright's own studies on gene combination taught him a career-long lesson in just how interactive genes truly are: Different gene combinations can provoke different gene interactions and, consequently, manifest themselves differently in the organism. Gene substitutions and allelic mutations would add to the available pool of potential interactive gene combinations. And because of the apparent lack of a direct link between a single gene and a physical characteristic, different combinations of the same genes could have different effects on aspects of an individual as well as on the entire organism." (ibid.: 267)

Wright in tegenstelling tot Fischer, verwierp een één-één overeenstemming tussen gen en eigenschap. Integendeel, nieuwe eigenschappen konden het gevolg zijn van verschillende combinaties van reeds bestaande genen die op een andere manier gingen samenwerken. Mutatie was volgens Wright niet het enige dat zorgde voor vernieuwing. Kruisingen en chromosomale herschikkingen konden eveneens vernieuwing brengen. De Belgische cytoloog F. A. Janssens had het proces van crossing-over ontdekt bij meiose: bij het verdubbelen van de chromosomenparen kan het gebeuren dat delen van de chromosomen breken en zich aan andere chromosomen vestigen, waardoor er een herschikking is. Bij de deling heeft men dan twee verschillende chromosomenparen met andere allelen, in plaats van een identieke kopie. Samen met willekeurig ontstane mutanten zorgden zij dan voor verandering.

Er was een interactie tussen allelen die zich op verschillende loci bevonden. Om dit visueel begrijpelijk te maken, ontwikkelde Wright het *waardelandschap* (daarna door alle biologen gebruikt): hoge en lage pieken werden onderscheiden door wat hij *zadels* noemde. Hoge pieken kennen een grote selectiedruk, lage hebben weinig of geen selectiedruk.

Naargelang de omgeving verandert, verandert eveneens de selectiewaarde van de verschillende genetische combinaties. Men wordt weggeduwd van lage pieken naar het zadel, het zadel voorbij is er een grote druk naar de hoge piek.

Natuurlijke selectie speelt zich daarom niet af op het niveau van de individuen, zoals Fischer en Darwin stelden, maar speelt zich af op het niveau van interagerende genen in hun geheel.

Hij verwierp eveneens Fischers idee dat er een willekeurige seksuele interactie was tussen de leden van een populatie. Integendeel, hoe groter de populatie, hoe waarschijnlijker het was dat de populatie zich onderverdeelde in *subgroepen* waarbij binnen die subgroep willekeurig gepaard werd, het was niet zo dat iedereen een potentiële partner was van iedereen. Hoe groter een populatie, hoe groter de fragmentatie. De verschillende subgroepen waren wel seksueel compatibel, maar niet iedereen was even bereikbaar (ibid.: 267-270).

Zo'n kleine subgroep, verschillend van de hoofdgroep, waar enkel binnen die groep gepaard wordt, kent een beperking van genetisch materiaal, wat hij "*genetic fix*" noemt. Vanwege de hoge graad van inteelt in die populatie komen recessieve eigenschappen naar boven die gefixeerd worden, ze zijn niet meer te onderdrukken. Zo kan die subgroep dan genetisch en morfologisch steeds meer gaan verschillen van de oorspronkelijke populatie, wat hij "*genetic drift*" noemt. Verwijderde die groep zich ver genoeg van die populatie, dan kreeg men een nieuwe soort en dit kon zeer snel gebeuren. Maar, zolang er genetic drift was, was er nog steeds een seksuele compatibiliteit tussen de verschillende groepen. Men kon nog steeds paren met de oorspronkelijke groep en de veranderingen die in die kleine populatie door inteelt werden vastgelegd, kon door cross-breeding terug in de hoofdpopulatie gebracht worden, waardoor ook de hoofdgroep veranderde (ibid.: 267-270).

Eveneens in tegenstelling tot Fischer, die stelde dat de gevolgen van een mutatie, slechts tot uiting kwamen door de dominante allelen, de recessieve moest de dominante worden, ging Wright ervan uit dat de mutant voor een lange periode in de recessieve staat moest verblijven. Zo kon het zich ongestoord door natuurlijke selectie, verspreiden in een populatie. De recessieve staat was niet onderhevig aan selectie, simpelweg omdat deze niet tot uiting kwam in de populatie. Natuurlijke selectie was namelijk iets wat zich volgens hem voltrok op het niveau van de interactie tussen fenotype en omgeving. Door inteelt zou de recessieve staat tot uiting kunnen komen.

Wright erkende dat recessieve eigenschappen vaak niet adaptief waren, daarom verwierp hij eveneens Fischers idee van een gerichte vooruitgang, integendeel, hij stelde dat het proces verliep volgens *trial en error*. Wright concludeerde:

"The course of evolution through the general field is not controlled by direction of mutation and not directly by selection, except as conditions change, but by a trial and error mechanism consisting of a largely nonadaptive differentiation of local races (due to inbreeding balanced by occasional crossbreeding) and a determination of [a] long time trend by intergroup selection. The splitting of a species depends on the effects of a more complete isolation, often made permanently by the accumulation of

chromosome aberrations, usually of the balanced type. Studies of natural selection indicate that the conditions for such an evolutionary process are often present.” (Wright geciteerd in Schwartz, 1999: 270)

Verder was er Dobzhansky die door zijn experimenten met fruitvliegen concludeerde dat minieme veranderingen, het gevolg van minieme variaties, op zeer lange termijn, gradueel tot nieuwe soorten leidden. Experimenten in het labo waren representatief voor wat zich in het wild afspeelde en macro-evolutie kende dezelfde processen als micro-evolutie.

5.4. Uitbreiding van thesen

De derde these stelde dat natuurlijke selectie geen synoniem is voor evolutie omdat er vele vormen zijn waarop evolutie zich kan voordoen. De vierde these stelde dat natuurlijke selectie niet zozeer zorgt voor adaptatie dan wel voor zelfbehoud: het helpt het bestaande zich verspreiden binnenin een populatie.

Deze twee thesen worden nogmaals bevestigd door (de latere) Morgan. We herhalen even zijn citaat hieromtrent:

“‘*Selection*’, Morgan concluded, ‘*has not produced anything new, but only more of certain kinds of individuals.*’ But he added, ‘*[e]volution ... means producing more new things, not more of what already exists.*’ (Schwartz, 1999: 241)

Selectie zelf zorgt niet voor iets nieuws, het produceert enkel meer van dat wat reeds bestaat. Het zorgt voor het behoud en verspreiden van dat wat reeds op zich goed functioneert: “*nothing succeeds like success*”. Meer zelfs, de experimenten met fruitvliegen en muizen tonen aan dat selectie van een bepaalde eigenschap zelfs niet ad infinitum kan doorgaan. Hoewel een eigenschap erfelijk blijft en dus overgedragen kan worden, betekent dit niet noodzakelijk dat selectie hier een rol in speelt, omdat de selectiedruk soms kan verdwijnen eens een eigenschap in zijn meest extreme toestand geuit wordt. Er is een limiet aan het tot uiting komen van eigenschappen.

Evolutie betekent de introductie van nieuwigheden: mutaties. Deze mutaties zijn uiteindelijk foute kopieën van het genetisch materiaal van de wild type (de wild type hier begrepen als het meest voorkomende fenotype). Als zo’n mutatie adaptief blijkt te zijn, dan zal deze zich meer verspreiden in de populatie door natuurlijke selectie, maar selectie zelf is niet verantwoordelijk voor de mutatie, een conclusie die elke neodarwinist zal aanvaarden. De conclusie die hieruit echter volgt en haast niet aanvaard wordt, is dat selectie daarom ook *niet* zorgt voor evolutie, het zorgt hooguit voor een verschuiving in een reeds bestaand patroon, maar aan het ontstaan van dat patroon kan selectie niets veranderen.

Als de drager van de mutatie, zodra deze mutatie fenotypisch tot uiting kwam, beter in staat is te overleven in de omgeving door deze mutatie, dan zou de drager van die eigenschap zich meer kunnen reproduceren. Dragere van nadelige mutaties zouden uitsterven en op deze manier zou er indirect een proces van *vooruitgang* zijn. Adaptatie is *doelgericht*: organismen kunnen “maar” beter aangepast worden aan de omgeving. Wat ons terug brengt tot de tiende

these: het neodarwinisme heeft een teleologische ondertoon, vanwege zijn gebruik van het concept adaptatie, een concept dat op zijn beurt onlosmakelijk verbonden is aan de wat- en waarvoor-vraag. Herinneren we ons maar de utilitaristische gedachte van Wallace: de eerste vraag die volgens hem dient gesteld is de functie-vraag: waarvoor dient iets ?

Bij Fischer lazten we net hetzelfde. Natuurlijke selectie staat los van evolutie. Fischer was de eerste die adaptatie definieerde, niet zozeer als aangepast zijn aan de omgeving waardoor men langer kan overleven en zich meer kan voortplanten, maar als reproductief succes dat het gevolg was van het genotype. De nadruk werd herlegd van het fenotype (de klassieke darwinistische interpretatie) naar het genotype: alle genen, ook diegene die niet tot uiting komen in een individu (in een fenotype) bepalen of het organisme ja dan nee adaptief is en zich dus beter kan voortplanten dan andere leden van een populatie.

Ook de tiende these kan met Fischer maar bevestigd worden: achteruitgang is zelfs niet mogelijk: er bestaat slechts een opeenvolging van steeds meer adaptieve eigenschappen. Voordelige mutaties, die zich volgens Fischer enkel voordeden in de recessieve staat en zich heterozygotisch in een populatie verspreiden, zouden uiteindelijk de dominante sequentie vervangen, de *dominance theory*.

Manfred Eigens bibliografie en notenapparaat worden dan ook gedomineerd door Fischer. Het idee dat de wild type niet meer zorgt voor evolutie komt van Fischer. De wild type noemde Fischer de ‘unsuccessful competitor’, omdat het niet aan de basis lag van natuurlijke selectie. Bij Eigen heeft de wild type betrekking op individuele strengen van genen en de quasi-species kunnen daarbij vergeleken worden met Fischers recessieve staat, waar voordelige mutaties zich voltrekken en alleen maar daar. Zodra de recessieve mutant zich via natuurlijke selectie heterozygotisch voldoende zou verspreiden in een populatie, zou deze de dominante vervangen. Ook de recessieve staat komt van ‘buiten’ voor zover ze heterozygotisch geen deel uitmaakt van het zichtbare fenotype (de wild type).

Er kan zich slechts verbetering voordoen, zoniet zou de recessieve staat de dominante niet kunnen vervangen. Het teleologische aspect (de tiende these) vast aan dit adaptatieconcept komt het best tot uiting door de introductie van de volgende metafoer.

De wild type kan vergeleken worden met de onbewogen beweging van Aristoteles. De onbewogen beweging is pure act, wat voor Aristoteles betekende dat hij een denken van een denken van zichzelf dacht. Simpel gezegd betekende dit dat de onbewogen beweging, volmaakt in alle opzichten, slechts aan zichzelf kon denken. Dacht hij aan andere wezens, dan dacht hij aan onvolmaaktheid en dus was de inhoud van zijn denken niet volmaakt, wat hem minder perfect maakte. Als perfect wezen wist hij ook automatisch de inhoud van zijn denken, als hij dacht aan zichzelf en daarom dacht hij na over zijn denken zelf. De bedoeling is hier niet een hele uiteenzetting te geven over Aristoteles’ onbewogen beweging, er zijn enkel twee aspecten die ik hiermee wil belichten: *ten eerste*, de onbewogen beweging, met zijn denken, kent de eeuwige gelukzaligheid, wat betekent dat hij niet streeft iets te worden, omdat hij al is, net zoals de quasi-species al zijn en derhalve niet meer evolueren. *Ten tweede*, kent de onbewogen beweging niets anders dan zichzelf, waardoor hij eigenlijk in alle gelukzaligheid het meest beperkte wezen is dat bestaat, juist omwille van zijn denken. Ook de wild type

‘weet’ niet dat ze tijdens het kopiëren toevallig fouten maakt, ze is niet op de hoogte van het bestaan van de quasi-species.

De onbewogen beweger van Aristoteles heeft geen potentie, heeft dit nooit gehad en zal dit nooit hebben, hij kan niet meer zijn dan hij is, pure vorm, act. Hij heeft geen potentie, hij kan niet nog meer worden dan dat hij al is, hij kan zelf niet nog meer verwerklijken, hij is pure verwerklijking. Volgens Aristoteles was de onbewogen beweger diegene die ons in beweging zette (hoewel hij daar zelf niet van op de hoogte is): we streven ernaar zijn toestand te bereiken, we willen ons actualiseren. Eigenaardige conclusie hieruit is dat wij én onszelf én de onbewogen beweger kennen, waardoor men kan stellen dat we meer zijn dan hem, juist omdat wij potentie hebben, iets wat hij niet heeft. Natuurlijk bedoelde Aristoteles het niet zo: potentie is onvolmaakt en dit krijgt uiteraard een negatieve connotatie, het is niet zo dat onvolmaaktheid meer is dan volmaaktheid. Daarom dat wat in potentie is, streeft naar act, want dit is geluk. Maar geluk is een rusttoestand, men heeft niets meer te realiseren, niets meer te verlangen, er is geen beweging meer, alleen de onbewogenheid. Wat betreft Hobbes, is die onbewogenheid niet meer dan de dood, ‘t is pas als men dood is dat men niet meer verlangt, dan is er geen beweging, dan pas heeft men geluk, complete rust.

Dat is wat de wild type is, hij is haast dood of ten dode opgeschreven, hij verkeert in een complete rusttoestand. De wild type zelf - verschillend van Aristoteles - heeft ooit wel potentie gehad, maar die potentie is geactualiseerd: hij is de dominante vorm van de populatie. Maar juist omdat hij geactualiseerd is in de populatie, heeft hij geen potentie meer, de wild type zelf zorgt niet voor evolutie.

Het zijn de recessieve mutanten, in Eigens terminologie de quasi-species, quasi omdat ze geen soort zijn, maar wel de *mogelijkheid* hebben om een soort te worden, die zorgen voor evolutie. Zij hebben nog potentialiteit die kan geactualiseerd worden. Die potentialiteit streeft naar vervolmaking, het streeft ernaar de wild type te verwerpen om zelf de wild type te worden. De wild type is de oorzaak van de mutanten: hij maakt ze (het zijn mislukte kopieën, het kunnen alleen maar mislukte kopieën zijn: de wild type maakt of meer van zichzelf, of minder, want hij kan zichzelf niet verbeteren, die potentialiteit heeft hij niet meer, hij is het beste) en hij is de oorzaak van hun beweging: de mutanten streven naar haar positie, terwijl de wild type niet weet dat die mutanten bestaan (ze bevinden zich in een recessieve - dus potentiële staat - en de wild type, pure act, kent geen potentie). De wild type zelf is onbewogen, dit brengt zelf geen nieuwheid, maar hij beweegt de quasi-species.

De quasi-species op hun beurt kennen hier uiteraard niet zichzelf of de wild type, maar, antropomorf gezegd, ‘streven’ ze ernaar hun *potentialiteit* te *actualiseren* en ‘weten’ ze dat dit enkel kan door de wild type te domineren. Derhalve is dit hun object van streven. Dit streven dan is volgens Fischer en Eigen natuurlijke selectie, selectie is geen proces dat zich voordoet onder de vorm van trial en error, het is doelgericht, zeg maar *teleologisch*: het streeft ernaar de wild type te domineren, dit wil zeggen, het ‘helpt’ de mutanten hun doel te bereiken. Hoe groter de potentialiteit van de mutanten (de aanwezigheid in de recessieve staat van heterozygoten), hoe meer ze de mogelijkheid hebben de wild type te domineren. Zodra ze hierin slagen, zodra ze homozygotisch in de populatie tot uiting komen, worden ze zelf de dominante vorm van de populatie. Bijgevolg stopt het proces, ze zijn geactualiseerd, ze

verliezen hun potentialiteit. Van dan af kunnen ze er enkel nog op achteruit gaan of meer maken van wat reeds is. Het verkeert in een rusttoestand, het bereikt een equilibrium.

Evolutie komt van 'buiten' in zoverre de quasi-species niet behoren tot het equilibrium van de wild type, bij Eigen, of de mutant nog niet verspreid is in een populatie en geen deel uitmaakt van Mendels ratio's.

Hoe de recessieve staat dominant wordt, is tot nog toe onbekend, want homozygoten met de recessieve staat, gemengd met heterozygoten, blijven nog steeds heterozygoten voor de dominante staat produceren (rr met Rr geeft rr, Rr, rr, Rr). Maar er wordt verondersteld dat de recessieve staat overgaat naar een dominante staat, iets wat volgens Fischer zeer snel gebeurt en volgens Eigen ineens.

Op die manier kan men aannemen dat natuurlijke selectie in zekere zin creëert, in zekere zin, want het is niet de oorzaak van de mutant, dit blijft een blunder, een kans, maar het helpt wel de mutanten (zij die adaptief zijn en zich derhalve in de buurt van de positie van de wild type bevinden) enerzijds te behouden en anderzijds te verspreiden op zo'n manier dat ze uiteindelijk meer produceren dan de wild type, waardoor de wild type haar piek in het waardelandschap ineens stort.

Natuurlijke selectie is niet de creator van de mutanten, dit is pure kans, maar helpt wel de creatie te *actualiseren*: het brengt de mutanten uit de *potentialiteit*. Mutanten die voordelig zijn zullen automatisch stijgen in aantal en de wild type in het waardelandschap omsingelen en uiteindelijk zullen ze een hoger piek bereiken dan de wild type, waardoor deze ineens stort.

Op die manier is er ook alleen maar vooruitgang, de mutanten *moeten* beter zijn, wil natuurlijke selectie ze selecteren, natuurlijke selectie houdt geen rekening met lage (neutrale of nadelige) heuvels, het concentreert zich op de bergkammen. Die bergkammen helpt ze dan in hun actualisatie van hun potentie, niet in hun ontstaan, wel in hun bestaan. De wild type zelf zorgt voor hun ontstaan en dat is de ambiguïteit van het leven.

Deze idee van steeds toenemende vooruitgang doet Fischer zelfs in de problemen komen bij het speciatieprobleem, waar, ware het niet voor allopatrische speciatie, er steeds maar één soort zou bestaan, die steeds vervangen zou worden door andere, betere.

Er is dus sprake van een toename in vooruitgang, optimalisatie, adaptatie volgens Fischer en Eigen, het kan alleen maar verbeteren en dan rest er maar één mogelijkheid volgens Eigen en dat is Leibniz citeren:

“Leibniz wrote in his Theodice: *‘If, among all the possible worlds, none had been better than the rest [in our usage, optimal], then God would have never created one’*. This statement certainly comes close to the mark at the molecular level of life.” (Eigen, 1996: 30)

Mijn vraag daarbij is of het nodig is om hier te spreken van natuurlijke selectie, voordelige mutanten zullen omdat ze betere overlevingskansen hebben automatisch stijgen in aantal, waardoor ze uiteindelijk productiever zullen zijn dan de wild type, waardoor deze ineens stort. Maar moet men hier spreken van selectie of van een automatisme, een zelfregulerend proces. Toegegeven, Darwin baseerde zich op the invisible hand van Adam Smith, maar zelfs al is ze

onzichtbaar, is het überhaupt nodig om te spreken van een hand? Zelfs al is er selectie en zelfs al is ze natuurlijk, is het nodig om te spreken van selectie gericht op adaptatie? Is evolutie (blunders, ongelukken, schitterende weliswaar, maar nog altijd ongelukken en fouten) niet voldoende? Selectie gericht op adaptatie is, zoals onze tiende these stelt, teleologisch: het kan er alleen op vooruitgaan. Werkt dit niet stellingen als het antropisch principe in de hand - letterlijk en figuurlijk?

De vijfde these stelde dat leven conservatief is en ook dit kan met boven beschreven auteurs slechts bevestigd worden. De jongere Morgan en ook Haldane benadrukten dat een organisme niet steeds, constant verandert: eens zich iets genesteld heeft, streeft het naar zelfbehoud. Als er geen selectiedruk aanwezig is, omdat de omgeving relatief constant blijft, zal het systeem niet noodzakelijk veranderen. Wat bestaat bevindt zich in een quasi-equilibrium, te lezen bij Fischer. Als dit equilibrium verstoord wordt, ten gevolge van het tot uiting komen van een recessieve staat, door inteelt, dan zal evolutie zich volgens deze theoretici voordoen. Maar ook hier evolueert een systeem niet naar het gans andere, de achtste these stelde dat er zich vanaf het ontstaan van genen slechts een voortgang van het soortgelijke voordoet. Wanneer een recessief gen tot uiting komt, is er slechts sprake over een verschuiving op een reeds bestaand thema. Het gen zelf was ten eerste, ooit een foute kopie van de wild type. Fout, maar nooit gans anders. Ten tweede, als dit gen zich heterozygotisch reeds kon verspreiden en als het uiteindelijk de wild type vervangt (hoewel nog nooit is aangetoond hoe, want homozygoten voor de recessieve staat gemend met heterozygoten, brengen nog steeds heterozygoten voort) dan nog is dit slechts variatie op een reeds bestaand thema: een verschuiving in mendeliaanse erfelijkheidswetten.

5.5. De Moderne Synthese

In de jaren veertig werd de Moderne Synthese gevormd op basis van genoemde wetenschappers, maar natuurlijk, er was een selectie, deze keer geen natuurlijke maar een artificiële, afkomstig van de zichtbare hand van Ernst Mayr.

“The term “evolutionary syntheses” was introduced by Julian Huxley ... to designate the general acceptance of two conclusions: gradual evolution can be explained in terms of small genetic changes (“mutations”) and recombination, and the ordering of this genetic variation by natural selection; and the observed evolutionary phenomena, particularly macro-evolutionary processes and speciation, can be explained in a manner that is consistent with the known genetic mechanisms.” (Mayr geciteerd in Gould, 1982: 382)

Algemeen aanvaard werd dat willekeurige mutaties of chromosomale herschikkingen zorgden voor minieme variaties die, eens geuit in het fenotype, onderwerp waren van natuurlijke selectie. Deze elimineerde de minst aangepaste waardoor het proces indirect gericht werd naar beter aangepaste individuen.

Soorten ontstonden door geografische barrières die zorgden voor een genetische isolatie, die na verloop van tijd, omwille van accumulerende minieme veranderingen, leidde tot een seksuele incompatibiliteit met de oorspronkelijke hoofdgroep.

Dezelfde mechanismen die zich voordeden binnen een soort, waren eveneens toepasbaar tussen soorten. De uitgevoerde experimenten met fruitvliegen gaven een beeld van wat zich op langere termijn in het wild binnen een soort en tussen soorten afspeelden: de accumulatie van kleine mutaties zorgt op lange termijn, voor grote evolutionaire veranderingen, waarbij natuurlijke selectie indirect gericht was op adaptatie door de eliminatie van niet-aangepaste individuen.

Evolutie was gradueel en adaptief en werd geleid door het proces van natuurlijke selectie. Mayr voegde daar nog aan toe dat nieuwe soorten enkel konden ontstaan als er een *vacante niche* was en Simpson, die de theorie van quantum-evolutie formuleerde, toonde aan dat een soort die zich in zo'n nieuwe ecologische niche bevond, zich hier *snel* zou aan aanpassen. Af en toe kon selectie dus vertragen of versnellen, maar al bij al was het een traag en gradueel proces (Schwartz, 1999: 311).

Om het even wie vanaf dan met wetenschappelijk gefundeerde theorieën kwam aandraven, op basis van mathematische modellen of geconfirmeerd met experimenten, die indruisten tegen deze Synthese, kregen geen gehoor van de neodarwinisten. Hun theorieën waren niet in overeenstemming met die van de herwerkte Darwin en dit was voldoende kritiek om de theorieën niet au sérieux te nemen. Ook wetenschappers, eens genesteld, worden conservatief.

De nalatenschap die Darwin ons gaf is niet niets. Vele ideeën die hij ontwikkelde worden ook vandaag nog gehanteerd en maken deel uit van de Moderne Synthese. Darwin stelde dat mensen in Afrika zijn ontstaan en dat we verwant zijn aan de primaten, maar aan de andere kant hield hij ook, als kind van zijn tijd vast aan een raciale hiërarchie, waarbij de West-Europeaan de meest geciviliseerde was in de rij. De vooruitgangsgedachte van zijn tijd zorgde er tevens voor dat hij binnen een functionalistisch kader dacht en de term adaptatie introduceerde. Evolutie verliep traag en gradueel, ten gevolge van de samensmelting van pangenon, wat impliceerde dat intermediairen moesten gevonden worden. Darwin zelf hanteerde nog om de haverklap ideeën van directe adaptatie om zijn theorie van indirecte selectie van voordelige eigenschappen te onderbouwen. Darwin was verre van een dogmatisch man, hij wou vooral begrijpen en hanteerde hiervoor een waaier aan diverse theorieën.

“Darwin himself was a pluralist who granted pride and place to natural selection, but also advocated an important role for Lamarckian and other non selectionist factors.”
(Gould, 1982: 380)

Toch moeten we ook erkennen dat het nalatenschap van Darwin vooral speculatie was. De meeste van zijn bevindingen en theorieën zijn naar onze normen niet wetenschappelijk verworven. Door de tijd heen, met de herontdekking van Mendel en met de oprichting van de

Synthese, waarbij beide theorieën geformaliseerd werden, zijn bepaalde delen van Darwins theorie wel wetenschappelijk gefundeerd, andere speculaties zijn op wetenschappelijke manier verworpen.

De paleontologie bijvoorbeeld heeft nooit de intermediären waar Darwin het over had gevonden. Daarom ook werd de paleontologie uit de Synthese geweerd. Allopatrische speciatie bijvoorbeeld wordt vandaag gebruikt als de meest plausibele verklaring voor hoe soorten splitsen, maar daarvoor heeft men nog geen enkel goed bewijs gevonden. Het enige wat men doet is na de feiten fylogenetische verwantenschappen onderzoeken bij verschillende soorten die sterk op elkaar lijken, maar door een geografische barrière gescheiden worden. Daarbij wordt steeds voorondersteld dat micro-evolutie leidt tot macro-evolutie en dat leven gericht is op adaptatie, op een verbeteren van wat reeds bestaat. Het zelfbehoudende en conservatieve aspect van leven wordt hierbij genegeerd. De Moderne Synthese is veel minder pluralistisch en veel meer dogmatisch ingesteld dan Darwin zelf.

Vandaag zijn we op het punt gekomen dat we het fenomeen evolutie en de theorie van evolutie op basis van natuurlijke selectie kunnen scheiden van elkaar. Daarom ook kunnen we het juk van het negentiende eeuwse Victoriaanse denken, dat een functionalistische ondertoon kende en derhalve teleologisch dacht in termen van adaptatie achter ons laten en een nieuwe route inslaan. Vandaag kunnen we het fenomeen evolutie erkennen als fenomeen en op zoek gaan naar andere evolutiemechanismen, die los staan van natuurlijke selectie. Dit alles in de wetenschap dat :

“It is more than thirty years [voor ons bijna 150 jaar] since *the Origin of Species* was written, but for many these questions are in no sense answered yet. In owing that it is so, we shall not honour Darwin’s memory the less: for whatever may be the part which shall be finally assigned to Natural Selection, it will always be remembered that it was through Darwin’s work that men saw for the first time that the problem is one which man may reasonably hope to solve. If Darwin did not solve the problem himself, he first gave us the hope of a solution, perhaps a greater thing. How great a feat this was, we who have heard it all from childhood can scarcely know.” (Bateson, geciteerd in Schwartz, 1999: 196)

5.6. Wat de Synthese niet haalde

Reeds in de negentiende eeuw werden door verschillende wetenschappers andere evolutiemechanismen voorgesteld, die de Synthese niet haalden maar die nu meer en meer in herwaardering raken.

5.6.1. Haeckel

Schwartz (1999: 90-2), merkt op dat evolutie in de negentiende eeuw niet onze connotatie had, evolutie was ook een ‘ontvrouwen’, een ‘ontplooien’ van een kind naar een volwassene.

De negentiende-eeuwse embryoloog Ernst Haeckel ontwikkelde de *Biogenetische Wet*: ontogenese recapituleert fylogenie. De ontwikkeling van een individu (ontogenese) doorloopt de ontwikkeling van de soort (fylogenie).

“Simply stated, the Biogenetic law posits that it is possible to see the evolutionary history of an organism unfolding through the developmental stages of that individual: The ontogeny of an individual repeats, or recapitulates, the individual’s evolutionary history, or phylogeny. By studying the embryology of a human, for example, one would be able to document the various stages in human evolution.” (Ibid.: 90)

De ontwikkeling van een individu herhaalde de hele evolutie, van vis tot zoogdier. Haeckel ging daarbij zelfs zo ver dat hij aannam dat op een gegeven ogenblik de embryo een volwassen vis was, gevolgd door een volwassen reptiel om zo tot mens te evolueren. Evolutionaire veranderingen voor Haeckel, voltrokken zich door veranderingen in die fases van ontwikkeling en het was het makkelijkst op het einde van de fasen een nieuwe fase toe te voegen.

Als men maar genoeg de ontwikkeling van een embryo tot een mens volgde, dan zou men zoals in een film, alle voorouders van de mens de revue zien passeren, inclusief de Homo Alalus, de spraakloze aapmens. Daarna zou er dan een mensaap en uiteindelijk de ‘slimme mens’ aan toegevoegd zijn. Er was voor hem een graduele keten van opeenvolging van fasen waarbij evolutionaire nieuwheid, het gevolg was van een nieuwe fase die aan die keten werd toegevoegd (Schwartz, 90-2).

Dit laatste, evenals de Homo Alalus, werd verworpen, maar met Haeckel echter, wist men dat de verschillende soorten, zelfs de verschillende fylogenetische takken, gedeelde ontwikkelingsstadia kennen. Wel te verstaan zonder ooit een miniatuur versie te zijn van een volwassen vis, een idee onder andere door Karl E. Von Bear verworpen, maar het heeft een tijdje geduurd voor zijn theorie impact had. Er waren voor deze laatste, gemeenschappelijke fasen van ontwikkeling, maar men was nooit een echte vis. De reden dat Haeckel meer impact had, was dat deze openlijk stelde dat zijn theorie verzoenbaar was met die van Darwin:

“As he saw it, Darwin’s ideas could be melded with the biogenetic law because the struggle for existence occurred between adults, and natural selection acted on adults, picking and choosing the more fit individuals from each generation.” (Schwartz, 1999: 165)

Bij de studie van de ontwikkeling kende men een deelgebied dat zich bezighield met *heterochronie*, de studie die de relatie tussen reproductieve en lichamelijke maturatie onderzocht.

Algemeen aanvaard hier is het volgende: enerzijds: “*Biologically, reaching sexual, or reproductive, maturity has the effect of curtailing physical growth and maturation.*” en anderzijds: “*Rates of physical maturation can be slowed down or speeded up, and so can*

rates of sexual maturation.” (Ibid.: 128) Zodra men seksueel rijp is, staakt de lichamelijke groei, maar zowel de lichamelijke als de seksuele maturatie kan vertraagd of versneld worden.

De meeste dieren kennen een groot verschil tussen volwassene en kind, maar sommige soorten behouden kinderlijke eigenschappen in hun volwassen staat. Dit noemen ze *paedomorfose* en dit kan zich op twee manieren voordoen, door *progenesis* en door *neotenie*.

Bij *progenesis* wordt de seksuele maturatie versneld, terwijl de lichamelijke maturatie relatief onveranderd blijft. Het gevolg hiervan is een op een kind gelijkend lichaam, terwijl het zich kan voortplanten. Dit proces doet zich vaak voor bij insecten en amfibieën. Omgevingsfactoren kunnen veranderingen veroorzaken in de snelheid waarmee ze seksuele rijpheid bereiken. Een tijgersalamander bijvoorbeeld zal bij droogte, die een normale ontwikkeling belemmert, in een kinderlijke staat seksuele rijpheid bereiken. Hij blijft voor de rest van zijn leven die kinderlijke staat behouden, terwijl hij zich kan voortplanten. Zijn kinderen, als zij zich in een minder bedreigende omgeving bevinden, zullen terugkeren naar de oorspronkelijke staat: eerst lichamelijke rijpheid, waarbij ze een volwassen lichaam bekomen, gevolgd door seksuele rijpheid. De nazaten van andere dieren echter, blijven definitief in die kinderlijke fase, er is geen terugkeer meer mogelijk (Ibid.: 128-131).

Bij *neotenie* (Ibid.: 134) blijft men eveneens gevangen in een kinderlijk lichaam, maar deze keer niet door een versnellen van de seksuele rijpheid, dan wel door een vertragen van de lichamelijke maturatie, terwijl de seksuele rijpheid hetzelfde blijft. De fysieke maturatie kent een verlenging van de kinderlijke fase, terwijl de seksuele rijpheid zich normaal voordoet. Gevolg hiervan is dat de volwassen fase niet meer bereikt kan worden, het proces wordt gestaakt. Wij mensen zijn neotene wezens. Het duurt relatief lang voor we seksueel rijp worden, maar toch behouden we vele kinderlijke eigenschappen: een groot hoofd, een klein gezicht, weinig haar op ons lichaam, geen snuit, in vergelijking met primaten, die geen neotenie kennen. Het is eveneens door die primaten dat we weten dat dit kinderlijke eigenschappen zijn: een primatenkind heeft ook weinig haar, grote ogen en een relatief kleine snuit in vergelijking met deze in volwassen staat [zie figuur 26].

5.6.2. de Beer

De embryoloog, Sir Gavin Rylands de Beer, vergeten bij de Synthese, formuleerde eveneens in de jaren dertig, zijn theorieën in verband met ontogenese en morfologische veranderingen.

Morfologische veranderingen zijn veranderingen die zich voordoen op het niveau van de lichaamsvorm, het anatomische bouwplan. Heterochronie speelde hierin een belangrijke rol, vooral neotenie.

Schwartz (Ibid.: 276) merkt op:

“For de Beer, such variation constituted differences ‘*between different individuals, varieties, races, and, probably species.*’”

de Beer stelde dat variaties aanwezig tussen volwassenen binnen een soort eigenschappen waren die zich vaak pas laat in de ontogenie van een individu ontplooiden.

Darwin beweerde dat selectie zich voordeed op het niveau van individuen. Meer bepaald: deze selectie uitte zich in het reproductief succes van dat individu en enkel volwassenen zijn reproductief. Daarmee gepaard gaande, hield hij ook vast aan de idee dat hoe ouder het individu was, hoe meer kans het had nieuwe eigenschappen door te geven (zijn theorie van pangenesis). Haeckel zei dat zijn theorie verenigbaar was met die van Darwin: elke mens doorliep stadia waarin het een volwassen voorouder was.

de Beer echter, stelde dat die eigenschappen die zorgden voor individuele variatie binnen een soort, slechts laat in de ontwikkeling van dat individu tot uiting kwamen.

“As he put it, *‘[T]he later a character appears in ontogeny, the smaller as a rule is the change which it produces by its presence.’* The earlier a character appears during ontogeny, the greater the change - both morphologically and potentially evolutionary - it will produce.” (Ibid.: 277)

Later verworven of tot uiting komende eigenschappen, produceerden slechts kleine veranderingen en hadden geen betrekking op heterochronie. Ontogenie en daarbij heterochronie waren belangrijk voor het bestuderen van evolutie, *niet* louter als een ontplooiën, maar ook wat betreft het *ontstaan* van soorten.

Ontogenie onderzocht de relatie tussen externe en interne factoren: wat was binnenin het organisme verantwoordelijk voor adequate reacties op externe invloeden, zoals bij de tijgersalamander, wat versnelde zijn seksuele maturatie als antwoord op droogte ? Genen waren daarbij onvoldoende om de verschillende ontwikkelingsfasen te onderzoeken. Ontogenie was volgens hem het resultaat van de inwerking van externe factoren waarop het interne milieu van het organisme reageerde.

“If the external factors are held constant, an individual’s ontogeny is determined by the rates at which internal factors express themselves. In turn, changes in internal factors will alter the course of development, resulting in heterochrony. Evolution does not determine ontogeny. *But evolution derives from the introduction of novelty, which results when developmental rates are modified by internal factors that have themselves been altered.*” (Ibid.: 277-8, m.c.)

Deze interne factoren waren mendeliaanse factoren. de Beer merkte op dat deze factoren werden doorgegeven in de zygote, waar de meiotisch gescheiden seksellen zich samenvoegden. Dit proces werd bestudeerd door de populatiegenetici en zo merkte de Beer op, alleen maar dit proces.

“But it takes fifty-six generations of cells to produce a body like that of a man out of a fertilized egg (itself a single cell), and during these fifty-six generations the genes are playing their part in company with the external factors in moulding the animal through the successive stages in ontogeny. We now want to know how this part is played.” (de Beer, geciteerd in Schwartz, 1999: 278, m.c.)

de Beer gebruikte zeer vaak Richard B. Goldschmitt in zijn werk, een auteur die we in het volgende deel van dit hoofdstuk bespreken. Goldschmitt had door een verandering in temperatuur, de ontwikkeling van mottenlarven veranderd en bepaalde organen kunnen veranderen. Julian Huxley (kleinzoon van), had samen met Edmund B. Ford de kleur van de ogen van garnalen veranderd, door de temperatuur van het water waarin de embryo's zich ontwikkelden, te veranderen. Julian Huxley benadrukte eveneens de rol van hormonen. de Beer zelf voerde experimenten uit met sleutelbloemen, bij 20° werden ze rood, bij 30° wit.

Niet alleen de genen, maar ook het *tijdstip* waarop deze genen geactiveerd werden en de *externe factoren* die deze genen *activeerden*, waren belangrijk bij de ontwikkeling van een individu. Het volwassen stadium bereiken, was voor de Beer eveneens afhankelijk van de *snelheid* waarmee de genen hun taak uitvoerden, direct of indirect via hormonen.

“It is possible, therefore, for there to be a competition between the geneses which control any particular character and those which determine the assumption of the adult stage, and unless the former work fast enough and get in time, the character will not be able to show itself.” (de Beer, geciteerd in Schwartz, 1999: 281)

Op basis hiervan ontwikkelde hij de theorie van *clandestiene evolutie*. Een mutatie die zich in een vroeg stadium van ontwikkeling voordeed (cenogenese), kon soms verborgen blijven, alsof er niets was gebeurd, merkt Schwartz op. Aanvaard werd dat evolutie zich voltrok tussen volwassen individuen. Het was hier dat de Beer een rol toekende aan neotenie: individuen die zeer vroeg in hun ontwikkeling zo'n nieuwe mutatie hadden ondergaan. Als deze individuen neoteen werden, dan zou deze mutatie zich onmiddellijk uiten. Toegepast op de paleontologie gaf dit een verklaring voor de *hiaten*. Een soort kon 'ineens' ontstaan, alsof ze uit het niets opdook.

Dit was dan ook wat gebeurde bij het ontstaan van vertebrata (gewervelden), zoals Walter Garstang reeds in de negentiende eeuw had aangetoond, zij waren het gevolg van neotene chordaten (eveneens een groep gewervelden), een punt dat we hernemen in het zevende hoofdstuk (Ibid.: 277-281).

de Beer, zo merkt Schwartz op, werd genegeerd door de makers van de Synthese, omdat hij Darwin maar één keer vermeldde in zijn werk, hij het werk van de populatiegenetici minimaliseerde en omdat hij Goldschmitt gebruikte. de Beer echter had geen problemen met de “*hoopvolle monsters*” van Goldschmitt: aangezien het externe factoren waren die zorgden voor een normale of neotene ontwikkeling. Hele groepen konden blootgesteld worden aan die omgevingsfactoren, waardoor ze allemaal ineens zich ontwikkelden tot monsters en ze onderling konden paren. De enige die belang hechtte aan de Beer en Goldschmitt's theorieën was Haldane. Al de andere neodarwinisten minimaliseerden het belang van de externe omgeving op interne processen zoals bijvoorbeeld neotenie (Ibid.: 282).

5.6.3. Goldschmitt

Richard Goldschmitt (Schwartz, 1999: 290-6), in de jaren 1930-'40 formuleerde een theorie van *systemische mutaties*. Goldschmitt maakte een onderscheid tussen macro- en micro-evolutie. *Micro-evolutie* speelde zich af *binnen* soorten en was neodarwinistisch: kleine genetische mutaties zorgden voor individuele variatie tussen de verschillende leden van een soort. Maar, zo merkte Goldschmitt op, dit gaf enkel aanleiding tot regionale variatie aanwezig tussen individuen binnen een soort. Dit leidde echter niet tot nieuwe soorten.

Het beroemde voorbeeld waarbij motten een donkere kleur van vleugels kregen, doordat een in de buurt gelegen fabriek de bomen waarop deze organismen zich bevonden verdonkerde, zorgde ervoor dat die met een lichte kleur meer kans hadden opgegeten te worden door vogels. Deze konden zich derhalve niet meer reproduceren. Die met een donkere kleur werden indirect natuurlijk geselecteerd: zij waren minder zichtbaar voor de vogels en reproduceerden zich beter dan de lichtere. Dit werd algemeen aanvaard door de neodarwinisten als natuurlijke selectie in actie en het werd aangehaald als bewijs dat zulke processen op lange termijn zorgden voor speciatie.

Goldschmitt echter gebruikte ook dit fenomeen als bewijs dat natuurlijke selectie zich enkel binnen een soort afspeelde, want ondanks de fenotypisch drastische verandering die deze motten hadden ondergaan, was er geen nieuwe soort uit geëvolueerd. Er was enkel sprake van een (mendeliaanse) verschuiving binnen een reeds bestaand patroon.

“For Goldschmitt, however, this was merely an example of how members of a species survive within the limits of the genetic and morphological variability already present. Small, allelic mutations only provided more of the same, low-level, within-species kinds of interindividual variation.” (Ibid.: 291)

Macro-evolutie had betrekking op het ontstaan van soorten en had niets van doen met natuurlijke selectie, voor Goldschmitt. Soorten waren het gevolg van grote systematische mutaties, waarbij het genetisch patroon een volledige herschikking onderging. Goldschmitt:

“The change from species to species is not a change involving more and more additional atomistic changes, but a complete change of the primary pattern or reaction system into a new one, which afterwards may again produce intraspecific variations by micro mutation. One might call this different type of genetic change a *systemic mutation*, though this does not have to occur in one step.” (Geciteerd in Schwartz, 1999: 291)

Deze systematische mutaties waren het gevolg van *chromosomale herschikkingen*, deze konden traag en stapsgewijs doorgevoerd worden volgens Goldschmitt, maar hun gevolgen zouden pas zichtbaar zijn na de voltooiing van dit traag proces. Het was zelfs niet nodig dat er zich een mutatie voltrok, een grondige chromosomale herschikking van hetzelfde materiaal was voldoende. Dit leidde dan, na de voltooiing van deze herschikking, tot een volledig anders fenotype. Het genotype dat deze herschikking onderging leidde tot een chromosomale

incompatibiliteit met de oude leden waardoor nieuwe soorten ‘ineens’ leken te ontstaan. Goldschmitt (in Ibid.: 292, m.c.):

“Only the arrangement of the serial chemical constituents of the chromosomes into a new, spatially different order, i.e., a new chromosomal pattern, is involved. This new pattern seems to emerge slowly in a series of consecutive steps... These steps may be without any visible effect until the repatterning of the chromosome (*repatterning without any change of the material constituents*) leads to a new stable pattern, that is, a new chemical system. [...] [T]he new genetic pattern, is so basically changed that a new phenotype emerges, the new species, separated from the old one by a bridgeless gap and an incompatible intrachromosomal pattern. “*Emergent evolution*” but without mysticism!”

Het was dus een *trage* verandering van de schikking van chromosomen die ineens een nieuw fenotype gaf en de hiaten, de bokkensprongen van de ene naar de andere soort, zonder een reeks van intermediären, gekend in de paleontologie, verklaarden. Zo werd evolutie verklaard, zonder mysticisme. Ironisch genoeg was het dit mysticisme dat hem later verweten werd, bokkensprongen aanvaarden was toentertijd zoveel zeggen als dat je een creationist was. Maar dat was hij in geen geval.

Goldschmitt wou vooral, zo merkt Schwartz op, af van het idee dat genen konden gezien worden als op zich staande atomen. Integendeel, er was een interactie tussen de verschillende genen en verschillende interacties, die leidden tot verschillende genotypen. De elementen waaruit het genotype is opgebouwd veranderen daarbij niet, wel het patroon, de manier waarop de genen georganiseerd zijn. Door de grondige herschikking ontstonden er nieuwe soorten, omdat diegenen die de herschikking hadden ondergaan, niet langer seksueel compatibel waren met de oorspronkelijke soort.

Goldschmitt echter sukkelde met de vraag hoe verschillende individuen tegelijk dezelfde herschikking konden ondergaan. Gegeven dat zo’n nieuw patroon een totaal ander genotype en bijgevolg fenotype tot gevolg had, kon het organisme gezien worden als een “monster”. Als hij de enige was die deze verandering had ondergaan, ging hij dood. Het enige wat zo’n monster kon doen was “hopen”, dat hij een soortgelijk monster tegenkwam, van de andere sekse, opdat hij zou overleven. Soorten ontwikkelden zich dan ook zeldzaam. Vandaar dat zijn critici spraken over Goldschmitts “*hoopvolle monsters*”.

Goldschmitt noemde de regulatie van de groeiprocessen *homeosis*, dezelfde term die Bateson gebruikte voor zijn theorie van zich herhalende delen. Embryologen noemden dit *heteromorfose*: de ontwikkeling van andere vormen. Veranderingen in deze gereguleerde ontwikkeling, noemde Goldschmitt *homeotische veranderingen*. Schwartz (Ibid. :293):

“But for Goldschmitt the bottom line where any Homeotic change was concerned was that the genetic alteration, which, in turn, affected the timing of induction and development, did not have to be large. Since a genetic change early in ontogeny would have a snowball effect on the developing organism, the change itself did not

have to be enormous or have resulted from a large-scale genetic upheaval. A simple chromosomal rearrangement, or a simple mutation affecting a suite of genes, would be sufficient to set off a course of development that would take its bearer to a different end point.”

Ondanks deze prachtige en zoals we zullen zien, ook zeer bruikbare theorie, werd hij het meest van al het zwarte schaap van de Synthese.

5.6.4. Elfde these

Ook ontogenetische, interne processen zijn belangrijk om evolutie te begrijpen

Met Haeckel, de Beer en Goldschmitt kunnen we onze volgende these introduceren. Het darwinisme en neodarwinisme onderzoeken evolutie slechts vanuit de relatie tussen organisme en omgeving. Daarbij herkennen ze het belang van interne processen zoals variatie van genetisch materiaal slechts in zoverre dat deze genen kunnen zorgen voor een ander fenotype, dat al of niet beter aangepast is aan zijn omgeving en derhalve beter in staat is dan andere leden van een soort, zich te reproduceren. Ze onderzoeken daarbij echter slechts de meiotische processen van de seksellen, waarbij, langs mendeliaanse processen, recombinitie van het genetisch materiaal optreedt dat het fenotype al dan niet beter aangepast maakt aan de omgeving.

Daarbij negeren ze echter de ontogenetische processen: de ontwikkeling die een individu ondergaat van kind tot volwassene. Het onderzoek van de darwinisten en neodarwinisten beperkt zich tot twee fasen: in een *eerste fase* onderzoeken ze de ontwikkeling van de seksellen tot aan de zygote, maar dan wordt hun onderzoek gestaakt. Hun onderzoek wordt hernomen, de *tweede fase*, bij het volwassen individu. Enkel volwassen individuen hebben de mogelijkheid zich te reproduceren en dus hun genetisch materiaal terug via meiotische processen erfelijk door te geven. Daarom stellen deze theoretici dat evolutie zich enkel op deze twee niveaus kan voordoen: in de eerste fase kunnen zich willekeurige mutaties voordoen, in de tweede fase is er indirecte selectie van de meest aangepaste individuen ten gevolge van de natuurlijke eliminatie van de minst aangepaste, omdat ze er niet in slagen lang genoeg te overleven of minder nakomelingen produceren dan de meer aangepaste individuen.

de Beer echter merkt op dat er 56 generaties van cellen nodig zijn om een lichaam tot ontwikkeling te brengen uit een zygote. Deze interne processen van zelfregulatie, kunnen verstoord worden door externe factoren. Droogte, extreme warmte, ... kunnen ertoe leiden dat een organisme een andere ontwikkeling kent dan normaal het geval is, met bijvoorbeeld neotenie en paedomorfose tot gevolg. Hoe vroeger in die 56 celgeneraties zo'n verandering zich voltrekt, des te groter zal het verschil zijn dat hierdoor in het individu tot uiting komt. Hoe later een eigenschap in de ontwikkeling van een individu tot uiting komt, hoe minder het verschil zal zijn.

Deze interne processen kunnen eveneens zorgen voor evolutie van soorten: soms zijn de processen van neotenie en paedomorfose onomkeerbaar. Nieuwe soorten kunnen hier eveneens uit ontstaan.

Neodarwinisten erkennen het belang van crossing-over van chromosomen, een proces waarbij tijdens de verdubbeling van de chromosomen delen van verschillende chromosomen breken en op een andere manier weer aan elkaar geplakt worden dan voorheen, maar ze negeren daarbij de mogelijkheid van volledige chromosomale herschikkingen. Goldschmitt wijst erop dat kleine puntmutaties niet voldoende zijn om nieuwe soorten te doen ontstaan. Wat vereist is, zijn naast volledige herschikkingen van het primaire patroon van chromosomen, ook wat hij noemt ‘systematische mutaties’, waarbij de reactiepatronen van het genetisch materiaal definitief gewijzigd worden. In hedendaagse termen betekent dit niet alleen een genetische puntmutatie waarbij één nucleotide vervangen wordt door een andere, maar ook wijzigingen in de duur en het tijdstip van activatie van genen. Daarbij mogen de genen niet atomistisch begrepen worden, maar moeten ze begrepen worden als gehelen, waarbij cluster van die genen ten gevolge van die verschillen in tijdstip en duur van activatie van soms één gen, leiden tot een verschillend interageren van deze genen onderling. Ook dit kan leiden tot evolutie van nieuwe soorten.

Nog voor de ontdekking van Junk-DNA (DNA dat niet codeert voor proteïnen en enkel gerepliceerd wordt bij celdeling) wisten deze embryologen reeds dat niet alle genen waaruit het genoom is opgebouwd te allen tijde actief zijn in een organisme.

Er moet met andere woorden ook rekening gehouden worden met interne processen van zelfregulatie, eigen aan organismen. Deze idee waren we ook al tegengekomen bij Fox en Dose, Dyson en Kauffman, die het belang van interne processen van zelfregulatie en zelforganisatie benadrukten.

5.6.5. Twaalfde these:

Een organisme is niet louter een passief element dat evolutie ondergaat

Het darwinisme en neodarwinisme portretteren organismen vaak als passief: het ondergaat passief willekeurige mutaties, deze kunnen zich heterozygotisch of homozygotisch verspreiden in een populatie zonder dat een organisme vat heeft op deze mendeliaanse processen. Of het organisme al dan niet adaptief of fit is aan de omgeving (in staat zichzelf te behouden in de struggle for existence en in staat zich met een maximale snelheid te reproduceren), is het gevolg van zijn genotype dat verantwoordelijk is voor zijn fenotype. De omgeving wordt vaak weergegeven als de enige actieve factor die ervoor zorgt dat wegens een eindige temperatuur, toevallige puntmutaties ontstaan of die actief indirect de meest adaptieve fenotypen selecteert ten gevolge van de eliminatie van de minst voordelige, omdat deze laatste niet in deze omgeving kunnen leven.

In het intermezzo, bij de bespreking van de twaalfde these kwamen we deze opmerking al tegen: in het neodarwinisme ontmoeten het interne en externe milieu elkaar slechts langs natuurlijke selectie. Intern wordt een organisme slechts ontwikkeld, ontvouwd, terwijl het extern al dan niet geselecteerd wordt. Dit intern ontvouwen van een ‘miniatuurcode’ (‘de genetische blauwdruk’), laat niet toe natuurlijke selectie of enige andere vorm van evolutiemechanisme door te trekken tot in het interne milieu van een organisme. Het lijkt

haast te impliceren dat enkel volwassen individuen te kampen krijgen met een omgeving waar ze selectie ondergaan.

Dit passief ‘geworpen’ worden in een reeds bestaande omgeving waaraan men al dan niet adaptief is, leidt tot twee implicaties: *ten eerste* heeft het organisme geen invloed op de omgeving: het kan de omgeving niet aanpassen of veranderen, het kan niet actief reageren op factoren afkomstig van de omgeving. Dit alles impliceert *een dualistische verhouding* tussen organisme en omgeving. In het intermezzo bespraken we reeds, met Lewontin, een meer *constructivistische, dialectische verhouding* tussen organisme en omgeving: een organisme construeert veeleer zijn omgeving dan er passief in geworpen te worden.

“[...] [T]he claim that the environment of an organism is causally independent of the organism, and that changes in the environment are autonomous and independent of changes in the species itself, is clearly wrong. It is bad biology, and every ecologist and evolutionary biologist knows that it is bad biology. The metaphor of adaptation, while once an important heuristic for building evolutionary theory, is now an impediment to a real understanding of the evolutionary process that needs to be replaced by another. Although all metaphors are dangerous, the actual process of evolution seems best captured by the process on *construction*.” (Lewontin, 2000: 48)

Lewontin (2000: 51-64) onderscheidt vijf facetten van de relatie tussen organisme en omgeving. (1) Organismen determineren zelf welke elementen van de externe omgeving deel uitmaken van hun omgeving evenals de relatie tussen de elementen. (2) Organismen kiezen niet enkel wat deel uitmaakt van hun omgeving, ze construeren letterlijk, actief de omgeving die hen omringt. (3) Ze veranderen ook constant hun omgeving: elke act van consumptie is een act van productie. (4) Organismen bepalen de condities van de externe omgeving en deze condities worden dan deel van hun omgeving. (5) Organismen bepalen door hun biologische onderbouw welke signalen van buiten relevant zijn en welke niet.

Voorbeelden zijn legio: de habitatvorming waarbij elk dier grotendeels zelf kiest wat deel uitmaakt van zijn gebied. In een tuin kunnen een struik en een bloemenperk bijvoorbeeld deel uitmaken van de niche van een vlinder, maar het gras en de bomen niet. Dit gaat zelfs veel verder: de fotosynthese van de eerste organismen zorgden ervoor dat onze planeet een zuurstofrijke planeet werd, omdat ze koolstofmonoxide omzetten in zuurstof. 10% van de zuurstof is het gevolg van fotodissociatie van watermoleculen, 90% werd gevormd door die levende organismen.

Ten tweede, kan het organisme, begrepen als passief geworpen in een omgeving en vast aan de dualistische implicatie die deze stelling in zich draagt, slechts adaptief zijn in zoverre het *een één-één correspondentie* met die omgeving bereikt. Hiermee wordt niet bedoeld dat een organisme de vorm van de omgeving moet overnemen, of zoals bijvoorbeeld het geval bij een kameleon, de kleuren van de omgeving moeten overgenomen worden. Bedoeld wordt dat als de omgeving actief de slechtste elimineert en zo de meest adaptieve laat bestaan, die organismen steeds beter een beeld geven van de wereld die hen omringt. Organismen worden

haast representaties van de omgeving: een vis met kieuwen toont dat zijn omgeving bestaat uit water met daarin zuurstof. Deze idee echter, die overigens heel wat commotie teweegbrengt in een tak van de filosofie: evolutionaire epistemologie⁴¹, is slechts mogelijk aan te nemen, voorzover men aanneemt dat de omgeving zelf *onveranderlijk* is. Dit op zijn beurt impliceert dan weer dat niets in staat is de omgeving te veranderen, ook de organismen niet.

Deel drie: Na de Synthese

“DNA is a fascinating substance: the sequence of its base pairs contains the genetic information that is passed on from generation to generation. It is very much like a written text in that the sequence of its letters determines its content. On one hand, the genetic text contains a detailed developmental program [...], and on the other, DNA contains a historical record, information about how organisms have evolved. It thus adds considerably to the fossil record, which is filled with gaps and confined to those organisms whose remnants have been preserved over eons.”

(Gehring, 1998: 181)

Na de Synthese hielden de biologen natuurlijk niet op met het vormen van theorieën over evolutie.

In het eerste deel onderzoeken we de theorieën van drie belangrijke postneodarwinisten: Williams, Gould en Eldredge. Ze worden postneodarwinisten genoemd, omdat de neodarwinisten strictu sensu slechts betrekking hebben op de populatiegenetici die de Moderne Synthese oprichtten.

Met hen kunnen we onze thesen uitbreiden en er een nieuwe toevoegen. Met Gould stellen we ons tevens twee vragen die we in het tweede hoofdstuk van dit deel zullen beantwoorden.

In het zevende hoofdstuk keren we terug naar de embryologie en nemen we de recente ontdekking van homeogenen en de homeobox onder de loep. Deze ontdekking is ook van groot belang om naast ontogenetische processen, wijs te raken uit fylogenetische processen. Twee nieuwe thesen worden voorgesteld.

6. DE POSTNEODARWINISTEN

6.1. Stabiliteit

In 1966 ontwikkelde George Christoffer Williams de sociobiologie. De kern van zijn betoog was dat de organische wereld gereduceerd kon worden tot *genen*. Natuurlijke selectie was van toepassing op genen, organismen komen en gaan, maar genen blijven altijd bestaan. Williams in Schwartz (1999: 317):

“ ... while organic bodies come and go, genes are essentially immortal.”

Het gen was het ondeelbare deel van de erfelijkheid. Chromosomale herschikkingen gedroegen zich op dezelfde manier als een enkel gen. Natuurlijke selectie speelde zich enkel af op het niveau van het gen, via een mendeliaanse erfelijkheid: er was een competitie tussen de genen waarbij de meest adaptieve genotypen geselecteerd werden. De competitie was, in tegenstelling tot de klassieke darwinistische interpretatie, niet noodzakelijk op het niveau van de organismen met betrekking tot bronnen. Selectie was het *hoogst* in het begin van de ontwikkeling van een soort, waar er veel bronnen waren.

Fenotypische *fitness* werd gemeten door het aantal nazaten dat een individu kon produceren en bijgevolg hoeveel keer het dus zijn genen kon doorgeven, in verhouding met het gemiddelde van de populatie. *Adaptatie* werd synoniem voor reproductief succes (de fitness), met als hoofdrolspelers de genen die op deze manier geselecteerd werden. Fenotypische eigenschappen waren slechts belangrijk voor zover deze bijdragen de genen, al of niet tot uiting komend in dat fenotype, te behouden en te verspreiden in de populatie (Ibid.: 316-8).

Het is hier waar Williams interessant wordt. Natuurlijke selectie is een selectie van genen, meer bepaald de totaalsom van genen, ook die genen die niet tot uiting komen in het fenotype, maar die door eigenschappen aanwezig in het fenotype, meer doorgegeven worden in een populatie. Adaptief is dat genotype dat zorgt voor een fenotype dat in verhouding met de populatie, meer reproductief succes heeft wat betreft het verspreiden van de reeds bestaande genen. En nu komt het:

“In Williams ‘s formulation, natural selection serves to maintain *stability*. [...] [Williams zelf:] ‘*mutation is ... a necessary precondition to evolutionary change ... [which] takes place, not so much because of natural selection, but to a large degree in spite of it.*’” (Ibid.: 318)

Natuurlijke selectie zelf zorgt niet voor iets nieuws maar dat wisten we al. Maar niet alleen zorgt natuurlijke selectie niet voor iets nieuws, het houdt evolutie in zekere zin ook *tegen*. Natuurlijke selectie is datgene dat zorgt voor *stabiliteit* : de bestaande genotypen die adaptief zijn (een groter reproductief succes hebben) blijven door natuurlijke selectie behouden en verspreid in de populatie, het maakt met andere woorden meer van wat er al is. Het helpt het bestaande zichzelf te *behouden* en te *groeien in aantal in de populatie*, het helpt niet het bestaande evolueren naar een betere staat. Hiermee stuiten we weer op de vierde these, waar we in het volgende deeltje dieper op ingaan.

Voor de meesten is de fitste het meest adaptief. Williams nuanceerde: adaptief waren die organismen die in vergelijking met de rest van de populatie, het meest *reproductief* waren. Met andere woorden diegene in staat tot *zelfbehoud* en het *verspreiden* van hun genen waren de fitste. Mutaties *verstoorden* de stabiliteit. Evolutie was het gevolg van mutaties die op lange termijn, verandering brachten.

Voor Williams, zo merkt Schwartz (1999: 319) op, gebruikt niemand de term natuurlijke selectie op een correcte manier. Conclusies in verband met speciatie, of die nu lamarckiaans, negentiende eeuws darwinistisch of op basis van de Moderne Synthese getrokken werden, stelden in de grond allemaal hetzelfde. Derhalve was er voor Williams nood aan een studie van adaptatie: *teleonomie*, later *sociobiologie*, maar nog steeds teleologisch.

“[...] the study of adaptation as informed by a particular theory of gene selection. Although teleonomy was later replaced by sociobiology, the focus remained the same: ‘Its first concern with a biological phenomenon would be to answer the question: ‘What is its function?’’ The answer to this question came by defining natural selection as ‘the differential survival of alleles.’” (Ibid.: 319)

Schwartz benadrukt het belang van natuurlijke selectie voor Williams, bij het *behouden* van reeds bestaand genetisch materiaal. Het creëert niets nieuws of stuurt ook niet naar nieuwheid, bij Williams. Schwartz (Ibid.: 319-20, m.c.):

“Nonetheless, it is important to realize that if, according to Williams, natural selection strives to maintain stability, then *the picture of evolution that emerges is one in which nothing of significance happens until it is disrupted by mutation*. Natural selection may be accommodating individuals to the vicissitudes of daily existence by choosing among the already available alleles, but it *is not creating anything new*. This does indeed appear to be what Williams meant when he so clearly distinguished between individual adaptation and the processes of evolutionary change that lead to speciation.”

Schwartz (1999: 320) toont aan dat Williams’ natuurlijke selectie enkel geldig is om *micromutatie* te verklaren, maar ontoereikend is om *macromutatie* te verklaren. Hiermee differentieert hij zich duidelijk van de neodarwinisten, die stelden dat dezelfde processen die zorgen voor micro-evolutie, ook toepasbaar zijn op macro-evolutie, meer bepaald speciatie en extinctie. Willekeurige mutatie zorgde voor individuele variatie wat op lange termijn leidde tot micro- en macro-evolutie.

Williams is een neodarwinist, maar maakt een onderscheid tussen micromutaties die zich afspelen binnen de soort, het gevolg van natuurlijke selectie; en evolutie, die betrekking heeft op speciatie en extinctie, niet het gevolg van natuurlijke selectie, wat ook de oorzaak mag zijn. Sociobiologie is teleologisch en legt de nadruk op het sturen naar een verbetering van de situatie. Williams, vader van de sociobiologie, legt de nadruk op het *behouden en sturen van stabiliteit*, een proces dat geholpen wordt door natuurlijke selectie.

6.1.1. Uitbreiding van de thesen

Natuurlijke selectie werkt het *conservatisme* in de hand, de reeds besproken vijfde en vierde these van ons verhaal. Dat wat er is wil blijven zoals het er is, het wil enkel bestaan: wat wil zeggen: zichzelf behouden en de bestaande eigenschappen verspreiden in een populatie, groeien in aantal en hier speelt natuurlijke selectie een rol. Natuurlijke selectie creëert niets nieuws, integendeel, het werkt nieuwigheden zelfs in zekere zin tegen, evolutie voltrekt zich *ondanks* natuurlijke selectie.

Maar dan is er weer die ambiguïteit, een mutatie, niet ontstaan door natuurlijke selectie, wil ook blijven bestaan en zichzelf met andere woorden *conserveren*: meer van zichzelf maken en groeien in aantal, waarbij het, indien voordelig, hulp krijgt van weer diezelfde natuurlijke selectie.

Evolutie en natuurlijke selectie, verschillen voor Williams totaal. Natuurlijke selectie *conserveert*, in zijn termen: zorgt voor *stabiliteit*, voor een wat ik boven reeds zei: stoïcijns dat doen wat je kan doen, zo goed mogelijk doen, niet meer, niet minder: het zorgt voor adaptatie, de meest voordelige worden geselecteerd, behouden en verspreid, maar het zorgt niet voor evolutie. Adaptatie wordt bij Williams begrepen als *reproductief succes*, in tegenstelling tot bijvoorbeeld *optimalisatie* gebruikt door Eigen. Adaptatie als optimalisatie betekent het omverwerpen van het bestaand systeem (Fischers dominance theory) door de werking van natuurlijke selectie. Op deze manier begrepen tendeert het systeem naar steeds beter aangepaste individuen en leven we zelfs in de best mogelijke wereld.

Bij Williams echter, verschillend van Eigen en Fischer, krijgt natuurlijke selectie dergelijke rol niet toebedeeld. Hier betekent adaptief zijn, zichzelf zoveel mogelijk kunnen reproduceren en heeft het dus betrekking op het verspreiden van reeds bestaande eigenschappen. Natuurlijke selectie zorgt op deze manier veel meer voor het *behoud* van reeds bestaande eigenschappen (onze vierde these) dan voor de optimalisatie van een systeem, naar steeds betere vormen.

Evolutie is de invoering van *nieuwe elementen*: mutaties. Deze verstoren volgens Williams het werk van natuurlijke selectie, mutaties verstoren de bestaande stabiliteit (Mendels 3-1 ratio, bijvoorbeeld) die natuurlijke selectie wil behouden. Ze verstoren het equilibrium. Williams:

“The important process in each such period was the maintenance of adaptation in every population. This required constant rectification of the damage caused by mutation, and occasionally involved gene substitutions, usually in response to environmental change. *Evolution with whatever trends it may have entailed, was a by-product of the maintenance of adaptation.* At the end of a million years an organism would always be somewhat different in appearance from what it was at the beginning, but it would still show the uniquely biological property of adaptation, and it would still be precisely adjusted to its particular circumstances. *I regard it as unfortunate that the*

theory of natural selection was first developed as an explanation for evolutionary change. It is much more important as an explanation for the maintenance of adaptation.” (in Ibid.: 319, m.c.)

Herinneren we ons Dyson: het eerste leven kon fouten tolereren, genen die zich aan dit leven opdrongen konden dat niet, waardoor ze het eerste leven verplichtten zich conservatiever te gedragen. De eerste en grootste parasiet, waarmee leven te kampen kreeg, was het genetisch materiaal. Proteïnen werden genoodzaakt de nieuwe wetten die deze parasieten kwamen opleggen te respecteren. Het was dit of volledig ophouden te bestaan. Evolutie als een verstoring in een systeem dat zich in homeostase bevindt, kan daarom begrepen worden als een *bijproduct* van het streven naar zelfbehoud. In lijn hiermee kan men stellen dat het grootste bijproduct van leven evolutie zelf is. Evolutie en leven verschillen namelijk van elkaar (onze tweede these), net zoals natuurlijke selectie en evolutie van elkaar verschillen (de derde these).

Ook bij Margulis hebben de bacteriën die meegesleurd worden door spirocheten of opgegeten worden geen keuze: of het vormt een symbiogenese, waarbij delen van het oude organisme kunnen blijven bestaan, of het sterft volledig. Sterven is in tegenspraak met de tendens naar zelfbehoud, dus worden de organismen genoodzaakt te veranderen.

Evolutie is met andere woorden niet inherent aan een systeem (de zevende these). Inherent is dat een organisme zich zo goed mogelijk tracht te behouden en eventueel ook zoveel mogelijk nakomelingen verspreidt die drager zijn van dezelfde eigenschappen.

Dysons genen zorgden met hun invasie in het metabolische leven voor evolutie, maar ze blijven dit niet doen, eens in symbiose met het bestaande streven ook zij conservatief naar zelfbehoud. Genen laten alles veel meer volgens rigide patronen verlopen. Zoals bij Fischer: een toestand van permanente evolutie is niet mogelijk, eens de wild type gevestigd is, streeft hij naar zelfbehoud en een zich verspreiden. Evolutie houdt in dat de wild type verworpen wordt door mutanten (Eigens quasi-species) waarna de mutanten zelf de wild type worden.

Daarom dat Dyson stelde dat het niet de genen maar datgene dat in homeostase is (en al of niet reeds genen bezit) fouten tolereert. Genen zelf tolereren geen fouten. Het geheel wel. Als genen teveel fouten ondergaan bij hun replicatie, leidt dit tot een vernietiging van de genetische code.

Wat Williams zegt is dat natuurlijke selectie zorgt voor *stabiliteit*, zo men wil: *homeostase*. Mutaties zorgen voor een *verstoring* van deze stabiliteit. Williams benadrukt dat alles herleid kan worden tot op het niveau van de genen. Het is hier dat natuurlijke selectie zich afspeelt en natuurlijke selectie zorgt voor stabiliteit. Dus genen zorgen voor stabiliteit, met andere woorden voor conservatisme.

Versillen Dyson en Williams van mening? In geen geval. Zowel Dyson als Williams zeggen dat de reeds *bestaande* genen, *niet* meer zorgen voor evolutie. Zoals bij Fischer, ze hebben ooit gezorgd voor evolutie, maar eens gevestigd doen ze dit niet meer, ze worden conservatief, een permanente staat van evolutie is niet mogelijk. Zowel bij Dyson als bij Williams is evolutie iets dat zich van *buitenaf* opdringt aan datgene dat in *homeostase* is, datgene dat op zich *stabiel* bestaat en derhalve *geen* nood heeft aan verandering. Een mutatie

is een foute kopie van de wild type en maakt in de beginfase geen deel uit van het systeem in homeostase, vandaar dat het ‘van buiten uit’ zorgt voor een verstoring.

Een soortgelijke gedachte vinden we ook bij Gould: evolutie komt van buiten en is dus niet inherent aan datgene dat bestaat:

“Evolutionary change (as opposed to mere variation) is produced by forces of natural selection arising from the external environment (both physical conditions and interactions with other organisms).” (Gould, 1989: 228)

Bij Gould is datgene dat zorgt voor evolutie, iets dat zich van buitenaf opdringt aan het organisme dat op zich goed functioneert. Datgene dat zich van buitenaf opdringt is natuurlijke selectie onder de vorm van de *externe omgeving*, maar Gould ziet natuurlijke selectie als iets dat zich tussen individuen afspeelt, selectie doet zich volgens Gould voor op het niveau van het individu, het fenotype en de omgeving (in overeenstemming met de klassieke interpretatie).

Williams begrijpt natuurlijke selectie als iets dat zich tussen genen afspeelt, selectie doet zich voor op het niveau van het genotype. Ze geven dus verschillende definities, bij Gould is natuurlijke selectie buiten, bij Williams binnen. Bij Williams komt evolutie van buiten (niet natuurlijke selectie): mutaties verstoren de stabiliteit. Voor hem is stabiliteit het gevolg van natuurlijke selectie. En natuurlijke selectie heeft niets van doen met evolutie. Voor Dyson zijn het de parasieten die komen van buiten die zorgen voor evolutie.

Allemaal echter benadrukken ze dat evolutie niet afkomstig is van datgene dat bestaat, dat ‘wil’ niet veranderen. Ze worden *genoodzaakt* te evolueren door dingen die van buiten komen, waar ze geen vat op hebben. Bij Dyson parasieten, bij Williams mutaties, bij Gould natuurlijke selectie, bij Eigen quasi-species, bij Margulis andere bacteriën.

Dingen van buitenaf, mutaties bij Williams, genen bij het eerste leven bij Dyson, zorgen voor een instabiliteit van datgene dat in homeostase is. Twee mogelijkheden: een nieuwe stabiliteit vormen of sterven. Het laatste is in tegenspraak met hun poging tot zelfbehoud, dus wordt een nieuwe stabiliteit gevormd. Bij Williams wordt er hulp geboden door natuurlijke selectie: als de mutatie adaptief is zal natuurlijke selectie helpen een nieuwe stabiliteit te vormen, te behouden en het zal deze stabiliteit verspreiden. Bij Dyson is het het organisme in zijn geheel dat een symbiose vormt en terug een homeostase vormt. Hij verwerpt het gencentrisme van Dawkins. Dawkins (2000) stelt dat natuurlijke selectie *een blinde horlogemaker* is, waarmee hij wil zeggen dat natuurlijke selectie, in lijn met Eigen en Fischer, zorgt voor steeds meer geoptimaliseerde organismen en we dus in een steeds betere wereld leven.

Dit is niet wat Williams zegt, voor Williams is natuurlijke selectie, lijkt mij, eerder *een blinde horlogehersteller*. Daarom verschilt Dyson volgens mij van Dawkins, maar niet van Williams: het geheel is in staat fouten te tolereren, het vormt er een homeostase mee: het herstelt van de binnengedrongen parasiet of toevallig ontstane mutant door ermee samen te werken en een nieuwe stabiliteit te vormen.

Ook Dysons metabolische leven herstelde van het genetisch materiaal dat zich hierin ontwikkelde en er werd een symbiose gevormd. Deze genen waren niet de basis voor verdere evolutie. Evolutie ontstond ten gevolge van toevallige foute kopieën. Hetzelfde bij Williams: bestaande genen, onderwerp van natuurlijke selectie, hebben geen vat op evolutie, omdat ze geen vat hebben op de toevallige mutaties die ze ondergaan. Evolutie (mutaties onder de vorm van genen uiteraard) komt van buitenaf in die zin dat het geen deel uitmaakt van de bestaande evenwichtige (mendeliaanse) toestand, het verstoort de stabiliteit. Als die mutatie voordelig is, wordt deze terug behouden en verspreid door diezelfde natuurlijke selectie.

Dit is ook datgene dat Dyson wil aantonen, maar hij hanteert niet de term natuurlijke selectie omdat deze bij hem geconnoteerd wordt aan 'The Selfish gene' theorie van Dawkins. Deze spreekt over een blinde horlogemaker. Dyson spreekt over *herstel*, homeostase. Williams spreekt in zekere zin ook over *herstel*: natuurlijke selectie is niet de oorzaak van mutaties, maar de oorzaak van *stabiliteit*. Voltrekt er zich een mutatie, dan zal natuurlijke selectie deze de voorkeur geven, als ze voordeliger is en zorgt zo voor een nieuwe stabiliteit: het zal de instabiliteit, veroorzaakt door die mutatie, al of niet met die mutatie, herstellen.

Bij Williams was evolutie een *bijproduct* van het behoud van adaptatie, te lezen in bovenstaand citaat van hem. Bij Dyson was evolutie een bijproduct van parasieten die de cel kwamen dirigeren, de cel die reeds adaptief was en eveneens die adaptatie wou behouden, RNA was een bijproduct van de cel die door ATP AMP aantrok.

Wat dan met Gould, die zegt dat natuurlijke selectie, van buitenaf zorgt voor evolutie?

Het is een kwestie van definities. Als men aanneemt dat selectie zich voordoet onder de vorm van Mendel, dan zorgt dit voor stabiliteit. Witte en rode bloemen geven roze en roze geven terug rode en witte, er komt niets nieuws. Mendel toonde aan dat er een stabiliteit is wat betreft de verspreiding van dominante en recessieve eigenschappen, drie keer meer dominante dan recessieve. Dit geeft niets nieuws. Dit is waar Williams het over heeft.

Als men aanneemt dat evolutie het gevolg is van natuurlijke selectie zoals Gould, dan heeft men het over de omgeving, niet het interne milieu van het organisme. Het interne milieu van het organisme of van een soort is dan stabiel, omgevingsveranderingen (*struggle for existence*, mutaties die zich uiten in de wild type – begrepen als het meest voorkomende fenotype) zorgen dan voor evolutie. Deze theorie benadrukt het fenotype.

Hoewel de verschillende wetenschappers verschillende theorieën en termen hanteren, of andere invullingen geven aan dezelfde termen, toch kunnen we één steeds weer terugkerende stelling onderscheiden: iets in stabiliteit, wat ook de oorzaak mag zijn, wordt verstoord in die stabiliteit van buitenaf, wat ook de oorzaak mag zijn.

6.2. Punctuated equilibrium

In de jaren zeventig ontwikkelden Stephen Jay Gould en Niles Eldredge hun model van *punctuated equilibrium*.

“At the macroevolutionary level of trends, the theory of punctuated equilibrium proposes that established species generally do not change substantially in phenotype over a lifetime that may encompass many million years (stasis), and that most evolutionary change is concentrated in geologically instantaneous events of branching speciation. [...] Indeed, Eldredge and I originally proposed punctuated equilibrium as the expected geological consequence of Mayr’s theory of peripatric speciation.” (Gould, 1982: 383)

In het begin onafhankelijk van elkaar, merkten zowel Eldredge als Gould op dat een groep zeer lang stabiel blijft in hun morfologie en dat een nieuwe populatie, geologisch gezien, vrij snel een oude vervangt. Uit de fossielen was er dus *geen graduele verandering* af te leiden.

Samen ontwikkelden ze het model van punctuated equilibrium, dat stelt dat lange periodes van stabiliteit (stasis) waar er slechts individuele variatie is, onregelmatig worden afgewisseld door episodische snelle veranderingen in morfologie (punctuation). De bestaande populatie werd in zeer korte tijd, geologisch gezien, vervangen door een nieuwe.

Ze druisten zo in tegen het idee dat *micro-evolutie* ook verantwoordelijk was voor *macro-evolutie*.

Paleontologische observaties waren volgens beide een representatie van geografische isolatie, meer bepaald: *allopatrische speciatie door perifere isolaties*. Een mengeling van Mayr, Wright en Haldane hun beeld van speciatie. Groepen, die niet representatief zijn voor de gehele soort (verschillend zijn van de wild type) en geïsoleerd leven aan de rand van die hoofdgroep, kunnen zich zeer snel ontwikkelen tot een nieuwe soort.

Wright stelde dat zolang er *genetic drift* was, die kleine groep nog steeds de hoofdgroep kon bevruchten. Mayr benadrukte dat een nieuwe soort enkel kon ontstaan wanneer er een *vacante niche* was.

Gould en Eldredge stelden dat die nieuwe soort, perifeer ontstaan, niet meer seksueel compatibel was met de oorspronkelijke groep, maar ze keerden er wel naar terug, vanuit de periferie gaan ze naar de centrale regio’s van de oorspronkelijke populatie en overheersen deze hun territorium. Maar, in navolging van Mayr: er was geen plaats voor beide soorten in dezelfde niche, dus de oude populatie verdween zeer snel, terwijl de nieuwe soort zich zeer snel nestelde. Daarom was er *discontinuïteit* in plaats van een accumulatie van intermediären (Schwartz, 1999: 320-2).

Schwartz merkt op dat Eldredge en Gould zeer sterk de theorie van Williams benaderden. Zij citeerden hem echter niet, maar gebruikten Michael Lerner, die een onderscheid maakte tussen ontwikkelingshomeostase en genetische homeostase. *Ontwikkelingshomeostase* heeft betrekking op de zelfregulatie van een individu. *Genetische homeostase* op de zelfregulatie van de populatie. Ontogenetisch gezien is de heterozygotische staat stabiel voor het individu dan de homozygotische. Bij genetische homeostase prefereert natuurlijke selectie eveneens de gemiddelde fenotypes. De voorkeur ging dus bij beide uit naar *stabiliteit*, de zelfregulatie weert verandering: heterozygoten stabiliseren (homozygoten zorgen voor inteelt en een verschuiven van het patroon). Daarom ook dat het vaak het geval is dat afgescheiden groepen niet evolueren naar een nieuwe soort.

Hun model echter benadrukte dat de geïsoleerde groepen geen gemiddelde weergave waren van de populatie, ze stemden niet overeen met de wild type, met als gevolg dat de stabiliteit in het gedrang kwam, waardoor *speciatie* ontstond. Gould en Eldredge:

“The norm for a species or, by extension, a community is *stability*. Speciation is a rare and difficult event that punctuates a system in homeostatic equilibrium.” (Geciteerd in Schwartz, 1999: 323, m.c.)

Schwartz benadrukt dat Eldredge en Gould, paleontologen en Christoffer Williams, sociobioloog, vanuit twee totaal verschillende perspectieven, tot dezelfde conclusie komen: *binnen* een soort is het hoofdthema *stabiliteit*. Alle drie concluderen ze dat natuurlijke selectie tekortschiet bij het verklaren van *speciatie*, er zijn verschillen tussen micro- en macromutatie. Gould (1982: 383, m.c.):

“The *non-Darwinian implications* of punctuated equilibrium lie in its suggestions for the explanation of evolutionary trends [...] not in the tempo of individual speciation events. Although punctuated equilibrium is a theory for a higher level of evolutionary change, and must therefore be agonistic with respect to the role of natural selection in speciation, the world that it proposes is quite different from that traditionally viewed by palaeontologists (and by Darwin himself) as the proper geological extension of Darwinism. The “gradualist-punctuationalist debate”, the general label often applied to this disparate series of claims, may not be directed at the heart of natural selection, but it remains an important critique of the Darwinian tradition.”

Eldredge en Gould, zo merkt Schwartz op, benadrukten dat hun model op geen enkele manier beter was dan het model van fylogenetisch gradualisme, geen van beide geeft dwingende bewijzen, men kan dus weer kiezen [zie figuur 24].

Schwartz benadrukt dat punctuated equilibrium, in zekere zin de willekeurigheid van speciatie minimaliseert: speciatie zal zich sneller voltrekken bij perifeer geïsoleerde groepen. Derhalve moet men geografische variatie onderzoeken, op het niveau van de *soort*, niet op het niveau van het individu zoals Darwin dacht, wil men evolutie begrijpen. Gould en Eldredge zagen hun ideeën bevestigd in de theorieën van King en Wilson (1975). Deze hadden aangetoond dat chimpansees en mensen ongeveer 99% genetisch materiaal gemeenschappelijk hebben. Maar dit is wat betreft de *structurele genen*, niet wat betreft *regulerende genen* (het onderscheid wordt in het volgende hoofdstuk uitgelegd). Het waren de regulerende genen die belangrijk waren voor evolutie, die genen die onder meer zorgen voor *heterochronie*.

“We do not see how point mutations in structural genes can lead, even by gradual accumulation, to new morphological designs. Regulatory changes in the timing of complex ontogenetic programs seem far more promising - and potentially rapid, in

conformity with our punctuational predications. The near identity of humans and chimps for structural genes, and the evidence of major regulatory change indicated by human neoteny, provides an important confirmation.” (Gould en Eldredge, geciteerd in Schwartz, 1999: 326, m.c.)

6.2.1. Dertiende these

- (a) Micro-evolutie verschilt van macro-evolutie
- (b) Evolutie is niet noodzakelijk een gradueel proces

Darwin en ook de neodarwinistische synthese stellen dat zowel micro- als macro-evolutie zich voltrekt door minieme variaties. Op lange termijn leidt micro-evolutie bij een individu tot macro-evolutie van nieuwe soorten en evolutie is daarom een gradueel, continu proces dat zich slechts langzaam, langs intermediairen, voltrekt.

Deze aanname kreeg reeds van meet af aan kritieken, herinneren we ons Huxley: er is geen enkele reden om aan te nemen dat de natuur geen sprongen kan maken. Ook de fossielen geven geen bewijzen voor de aanname dat evolutie zich gradueel voltrekt, want als dit het geval is, zouden er intermediairen gevonden moeten worden, maar die laten nog steeds op zich wachten.

Op basis van de fossielen kan men trouwens ook niet definitief de keuze maken tussen fylogenetisch gradualisme of punctuated equilibrium. De evolutie van de benen van een paard, dat zowat in elk standaardwerk in de biologie wordt weergegeven, kunnen zowel geïnterpreteerd worden als een bewijs voor trage graduele evolutie, als voor punctuated equilibrium.

De populatiegenetici waren in staat kleine micromutaties door te voeren, of reeds bestaande, recessieve eigenschappen tot uiting te laten komen als waren ze de dominante sequentie, maar toch slaagde geen enkele er in een nieuwe soort te ontwikkelen. Meer zelfs, men kan slechts beperkt selecteren op een bepaalde eigenschap: hoewel een eigenschap erfelijk blijft, kan de selectiemogelijkheid van een eigenschap een maximum bereiken. De jongen van de muizen met de langste staarten hadden niet nog langere staarten. Een muur, plateau van selectie werd bereikt. Toch ging men ervan uit dat micro-evolutie op lange termijn ook zou leiden tot macro-evolutie en dat dergelijke labo-experimenten derhalve representatief waren voor wat zich voordeed in het wild op lange termijn. Het principe van *uniformiteit* wordt hierbij, meer dan ooit, gebruikt.

de Vries en Bateson verwierpen Darwins idee van continue evolutie, met intermediairen, op basis van Mendel: factoren waren eenheden die niet konden samensmelten: als kinderen een intermediair lijken te zijn van hun ouders, is dit niet omdat pangenen samensmelten maar omdat dominante eigenschappen recessieve maskeren en ouders kunnen zowel dominante als recessieve eigenschappen dragen. Eigenschappen waren discontinu en de genen aan de basis van deze eigenschappen konden tevens mutaties ondergaan. Mutaties, niet het gevolg van natuurlijke selectie, werden toen nog als discontinu begrepen, ze zorgden voor evolutie en deze was eveneens discontinu. Beide theoretici hamerden erop dat er slechts sprake was van

continuïteit tussen leden van dezelfde soort, maar dat er sprake was van discontinuïteit tussen soorten. Ook Mendels 3 tot 1 ratio speelde geen enkele rol in evolutie, volgens Bateson. Of de dominante erfelijke eigenschappen drie keer meer worden doorgegeven of niet speelt geen enkele rol in evolutie, omdat het slechts een variatie op een bestaand thema teweegbrengt.

De populatiegenetici stelden weer dat macro-evolutie in het verlengde lag van micro-evolutie, op basis van berekeningen uitgevoerd door Yule, Hardy en Weinberg. Factoren waren inderdaad afzonderlijke eenheden, maar de mutaties die zich voordeden waren zo miniem dat er sprake kon zijn van continue graduele evolutie. Mutaties deden zich volgens de populatiegenetici ook meestal, volgens Fischer zelfs uitsluitend, in de recessieve staat voor, waardoor ze heterozygotisch konden verspreid worden in de populatie. Een proces dat zijn tijd nam. Zodra deze de dominante staat zou verwerpen en zelf de dominante zou worden, dan was er sprake van macro-evolutie: speciatie, maar dit was het gevolg van slechts een kleine verandering: micro-evolutie. Nog steeds is niet gekend hoe de recessieve de dominante verwerpt. Processen als allopatrische speciatie, inteelt en genetic drift, spelen hierbij waarschijnlijk een rol volgens deze theoretici. Op basis van hun bevindingen werd de Moderne Synthese opgericht.

de Beer en Goldschmitt die de Synthese niet haalden, deden dit niet omdat ze beide stelden dat micro-evolutie verschilde van macro-evolutie. de Beer beweerde dat hoe vroeger een mutatie zich voordeed in de ontwikkeling van een individu, hoe groter de verandering die het teweeg kon brengen. Processen als neotenie en paedomorfose kunnen leiden tot evolutie van nieuwe soorten en dit zeer snel, van de ene op de volgende generatie. Goldschmitt stelde dat macro-evolutie zich slechts kon voltrekken eens het genoom grondige chromosomale herschikkingen onderging of genen moesten veranderingen ondergaan in tijdstip en duur van activatie, waardoor ze op een verschillende manier zouden interageren. Neodarwinisten houden slechts rekening met puntmutaties en crossing-over van chromosomen, ze negeren daarbij grotendeels de interacties die genen onderling aangaan. Men mag vandaag niet vergeten en zeker niet ontkennen dat embryologie en ontogenie (de elfde these) geen deel uitmaken van de Moderne Synthese die eind jaren dertig, begin jaren veertig vorige eeuw werd opgericht.

Goldschmitt:

“[T]he new genetic pattern, is so basically changed that a new phenotype emerges, the new species, separated from the old one by a bridgeless gap and an incompatible intrachromosomal pattern. “*Emergent evolution*” but without mysticism!” (in Schwartz, 1999: 292)

Wanneer een dergelijke herschikking zich voordoet is er sprake van *emergente evolutie*. *Emergente evolutie* is steeds *discontinu*, omdat een herschikking van een reeds bestaand patroon steeds leidt tot *kwalitatieve* veranderingen. Emergente evolutie heeft niets van doen met mystiek: er ontwikkelen zich geen nieuwe onvatbare elementen, wat er zich voordoet is enkel een andere manier van schikking van reeds bestaande elementen, een verandering in het patroon, de manier waarop iets is georganiseerd.

Dat evolutie geen gradueel proces is, is eveneens een terugkerend thema in dit werk. Bij Dyson is het ontstaan van RNA in het metabolische leven iets dat zich ineens voordoet. Eenmaal alle elementen in voldoende mate aanwezig waren, door ATP dat AMP tot gevolg had, deden ze de Eigen en Orgel experimenten ineens. Bij Eigen moeten de quasi-species in voldoende groot aantal voorkomen en derhalve de tijd krijgen om zich sneller dan de wild type te reproduceren, maar de omverwerping van de wild type is iets wat zich zeer snel voltrekt. Margulis gaat zelfs nog sneller dan Lamarck: niet alleen erven kinderen genen van hun ouders, ze verwerven zo maar ineens volledige genensets van andere bacteriën.

En ten slotte zijn er Williams, Gould en Eldredge: allen stellen dat micro-evolutie verschilt van macro-evolutie. Natuurlijke selectie is iets wat processen van behoud, regulatie en verspreiding kan verklaren, het kan niet verklaren hoe mutaties en soorten ontstaan.

Gould lauwert een beetje door te stellen dat evolutie zich zeer snel voltrekt, begrepen in termen van een geologische tijdsschaal. Maar geologische tijdsschaal of niet: er zijn zeer lange perioden van stasis, die afgewisseld worden door (geologische) korte perioden van evolutie.

Binnen een soort is het hoofdthema stabiliteit. Natuurlijke selectie schiet tekort in een verklaring voor evolutie. We vinden geen intermediären, niet van een beetje RNA zoals de naakte RNA- en pre-RNA-hypothetici beweren, noch van een beetje prokaryoot of een beetje eukaryoot, noch van een beetje meer nieuwe soort dan een oude soort. Er zijn enkel prokaryoten en eukaryoten. Deze laatste zijn onder te verdelen in soorten en daarbij ben je als individu lid van één bepaalde soort, je bent nooit een overgang naar al een beetje meer een nieuwe soort.

6.3. Geschiedenis en contingentie

“De aarde bestaat viereneenhalf miljard jaar en homo sapiens, onze soort, nog geen miljoen, waarschijnlijk pas een paar honderdduizend jaar. We zijn er dus pas een fractie van één procent van de hele duur van het leven en het is absurd te denken dat alles op een of andere manier bedoeld is om ons te laten ontstaan.”

(Stephen Jay Gould in Kayzer, 1995: 122)

Gould liet het echter niet bij het model van punctuated equilibrium, integendeel, dat was nog maar het begin. In 1989 schreef hij zijn boek *Wonderful life* dat één hoofdboodschap draagt: er is *geen vooruitgang*, enkel *voortgang*, de geschiedenis is een aaneenrijging van contingente feiten en als we alles terug zouden overdoen, lijkt het hoogst onwaarschijnlijk dat we terug tot een mens zouden komen. Er is geen beter of minder en geen hoger of lager, enkel een komen en gaan van verschillende soorten, waarbij de ene meer *geluk* heeft dan de andere. Toch maakt die contingentie de wereld niet zinloos, betekenis kan gegeven worden, alleen, pas *na de feiten*, op het moment zelf is er een *onvoorspelbaarheid* die tegelijkertijd gepaard gaat met een *onomkeerbaarheid* van die feiten omwille van het element tijd. Het eindresultaat is het

gevolg van die onwisbare en determinerende *contingentie*, wat hij de handtekening noemt van de geschiedenis.

“I am not speaking of randomness (for E had to arise, as a consequence of A through D), but of the central principle of all history - *contingency*. A historical explanation does not rest on direct deductions from laws of nature, but on an unpredictable sequence of antecedent states, where any major change in any step of the sequence would have altered the final result. This initial result is therefore dependent, or contingent, upon everything that came before - the inerascable and determining signature of history.” (Gould, 1989: 283, m.c.)

De mens is dan diegene die na de feiten, betekenis geeft aan die feiten, een proces dat steeds herhaald moet worden, steeds herdacht, want ook hij is onderhevig aan die onvoorspelbaarheid, hij kan uit de natuurwetten geen definitieve betekenis afleiden, kan de toekomst niet voorspellen, dus moet de nieuwe ontstane feiten opnemen in zijn reeds bestaande model, waardoor hij dat bestaande model steeds moet herinterpreteren. Dit maakt de mens opnieuw deel van de geschiedenis, vanwege die contingentie, speelt de mens een actieve rol als betekenisgever, met de wetenschap natuurlijk dat: “... *Homo Sapiens is an entity, not a tendency*.” (Gould, 1989: 320) Het was niet de bedoeling dat wij het resultaat waren, maar nu we er zijn en gegeven ons bewustzijn en onze drang naar kennis, interpreteren wij de feiten, niet dat het geheel nood heeft aan interpretatie. Wij kiezen zelf de betekenis die we aan de gebeurde feiten geven, zoals hij aantoonde in de verschillende interpretaties die wetenschappers geven aan dezelfde feiten. Zoals boven, punctuated equilibrium of fylogenetisch gradualisme, geen van beide is logisch dwingend, we mogen kiezen.

Zelfs al is de mens niet noodzakelijk, zodra hij er is krijgt hij betekenis, zoals de engelbewaarder tegen George zegt in Capra's film waar Gould de titel voor zijn werk vandaan haalt:

“Strange isn't it? Each man's life touches so many other lives, and when he isn't around he leaves an awful hole, doesn't he? ... You see, George, you really had a wonderful life.” (Geciteerd in Gould, 1989: 288)

Kortom, Hannah Arendt zou blij zijn⁴².

Met deze theorie verzet Gould zich tegen “*The straitjacket of linear advance*” (Ibid.: 1989:32), het opwaarts klimmen van de ladder van evolutie van minder naar meer complex, van achterlijk naar slim. Evolutie zelf wordt zo synoniem voor vooruitgang, wat niet meer of minder is dan ijdele hoop.

“In short, I cannot understand our continued allegiance to the manifestly false iconographies of ladder and cone except as a disparate finger in the dike of cosmologically justified hope and arrogance.” (Ibid.: 45)

Hoe het dan wel moet. Het leven vanaf het begin tot nu, is gekenmerkt door massale *extinctie*, gevolgd door *differentiatie* binnen een paar overgebleven fylogenetische takken. Er is geen voorspelbare vooruitgang, enkel een vertakkingspatroon waar er met de grove borstel wordt doorgedaan. Gould (Ibid.: 36-8):

“The tree of life grows with a few crucial constraints upon its form. First, since any well-defined taxonomic group can trace its origin to a single common ancestor, an evolutionary tree must have a unique basal trunk. Second, all branches of a tree either die or ramify further. Separation is irrevocable; distinct branches do not join.”

Twee mogelijkheden, of de vertakking sterft uit, of ze vertakt verder. Separatie is onomkeerbaar, takken komen niet meer samen. Bij Margulis hebben we reeds gezien dat bacteriën bij het proces van symbiogenese wel degelijk kunnen samenkomen. Ook bij planten komt dit vaak voor, zoals Gould opmerkt.

“This fundamental principle, while true for the complex multicellular animals treated in this book, does not apply to all life. Hybridization between distant lineages occurs frequently in plants, producing a “tree of life” that often looks more like a network than a conventional bush. (I find it amusing that the tree of life, used as a picture of evolution ever since Darwin and so beautifully accurate for animals, may not apply to plants, the source of the image.) In addition, we now know that genes can be transferred laterally, usually by viruses, across species boundaries. This process may be important in the evolution of some unicellular creatures, but probably plays only a small role in the phylogeny of complex animals, if only because two embryological systems based upon intricately different developmental pathways cannot mesh, films about flies and humans notwithstanding.” (Ibid.: 38)

Wanneer Gould het dus heeft over onomkeerbare speciatie, dan bedoelt hij hiermee enkel de dieren⁴³. Alle dieren hebben evenveel status, allemaal zijn ze van in het begin tot nu evenveel geëvolueerd, allen zijn ze even complex.

Wat betreft die vertakking, daarbij gaat hij in tegen het beeld van een omgekeerde kerstboom. Er is geen toename van diversificatie. De Cambrische explosie refereert aan het ontstaan van meercellige organismen. Hier was er een zeer hoge variëteit wat betreft *anatomische lichaamsplannen (designs)*. Nooit nog is deze variatie bereikt. Integendeel, er heeft zich een eliminatie van de meeste designs voorgedaan, wat gepaard ging met een toename van soorten, *binnen* de overgebleven designs.

De Burgess, een reeks fossielen van kort na de Cambrische explosie, toont dit beeld. In het begin was er een grote mogelijkheid wat betreft lichaamsbouw, die kort daarop die variëteit verloor, gevolgd door een vergrote variatie binnen die overgebleven lichaamsbouwplannen.

Kernbegrippen voor Gould zijn diversiteit, dispariteit en decimatie.

Dispariteit heeft betrekking op de diversiteit van anatomische lichaamsplannen, de fylogenetische ‘dikke’ takken van de boom. *Diversiteit*, op het aantal soorten die zich binnen deze anatomische designs ontwikkelen. De twijgjes van die dikke takken. De Burgess kent een grote dispariteit en relatief weinig diversiteit binnen die dispariteit. Dit echter heeft niet lang geduurd: er heeft een reductie plaatsgenomen wat betreft de bouwplannen, gevolgd door een toename van soorten binnen die overgebleven bouwplannen. Vanaf dan zijn er geen fylogenetische takken meer ontstaan, enkel meer soorten binnen de reeds bestaande. Hij hanteert hierbij de term *decimatie* in plaats van reductie, enerzijds, omdat het zich grotendeels willekeurig heeft voorgedaan, er is geen oorzaak gekend waarom bepaalde designs zijn verdwenen en andere niet, het is veeleer te vergelijken met een loterij: zij die wonnen hadden geluk: de overgebleven bouwplannen zijn in geen enkel opzicht voordeliger of beter dan diegene die verdwenen. Anderzijds gebruikt hij de term *decimatie* om de omvang van de eliminatie te benadrukken, 90% van de bouwplannen verdwenen.

Het is dus toeval geweest dat deze bouwplannen overbleven, meer zelfs, mochten we het allemaal nog eens overdoen, dan waren er zeer waarschijnlijk andere winnaars geweest. Er is geen enkele natuurwet die het waarschijnlijker maakt, laat staan noodzakelijk, dat hetzelfde zich opnieuw zou voltrekken, zelfs al kennen we hetzelfde beginpunt.

Vanaf dan is er punctuated equilibrium: een continuüm dat voor geologisch, korte perioden onderbroken wordt door massale extinctie, gevolgd door diversificatie van soorten, allemaal binnen de bouwplannen die de loterij wonnen. Binnen de vijfhonderd miljoen jaar die volgen na de Cambrische explosie heeft zich geen enkele nieuwe fylogenetische tak meer ontwikkeld (Ibid.: 30-60).

Antropocentrische ideeën die de mens zien als kroon van de schepping of noodzakelijk eindresultaat van toename van complexiteit, zoals bijvoorbeeld ‘het geheel moest zich bewust worden van zichzelf’, worden in dit beeld van contingentie niet houdbaar. Twee derde van de geschiedenis van leven speelt zich af op het niveau van de prokaryoten, geen enkele wet die dwingt om meercellig leven te maken of die verschillende fylogenetische takken te ontwikkelen, waaruit in een van die takken een mens moest ontstaan.

“Step way way back, blur the details, and you may want to read this sequence as a tale of predictable progress: prokaryotes first, then eukaryotes, then multicellular life. But scrutinize the particulars and the comforting story collapses.” (Ibid.: 60)

Vervolgens stelt Gould twee vragen met betrekking tot de Burgess in verband met de geschiedenis van leven. Enerzijds, *wat is de oorsprong van die dispariteit en hoe kon ze zo snel ontstaan?* Anderzijds, *wat is de oorzaak van de decimatie?*

We beginnen met de *tweede vraag*. Er is dus decimatie, een reductie in bouwplannen, een toename van soorten binnen de bouwplannen die overbleven. Het beeld van een omgekeerde kerstboom is niet in overeenstemming met deze bevindingen. Als we ons de vraag stellen wat de winnaars meer hadden dan de verliezers, is het antwoord: meer geluk.

Achteraf zou men kunnen zeggen dat zij die overbleven adaptiever waren, maar dan hebben we een *tautologie*. Zoals Gould opmerkt: overleven is het fenomeen dat dient verklaard te worden, niet het bewijs na de feiten dat zij die overleefden beter aangepast zijn. Zo is overleven synoniem voor adaptatie en is er niets verklaard. Dit wordt dan opgelost in iets wat Darwin volgens Gould zelf reeds voorstelde:

“Fitness - in this context, superior adaptation - cannot be defined after the fact by survival, but must be predictable before the challenge by an analysis of form, physiology, or behaviour.” (Ibid.: 236)

Meer kans op overleven is een *voorspelling*, zij dient *getest* te worden, geen definitie van adaptatie. Het is deze voorspelling die echter ontbreekt, vandaar de contingentie. We kunnen niet stellen dat bij de extinctie de beste bouwplannen behouden werden, enkel, na de feiten, kunnen we zeggen waarom een organisme betere overlevingskansen had. Zouden we rondlopen in de Burgess, we zouden de winnaar er niet op voorhand kunnen uithalen, ze hebben dus geluk gehad (Ibid.: 233-300).

“We do not know for sure that the Burgess decimation was a lottery. But we have no evidence that the winners enjoyed adaptive superiority, or that a contemporary handicapper could have designated the survivors. [...] The Burgess losers are adequately specialized and eminently capable.” (Ibid.: 239)

Er is nood aan een *nieuwe iconografie*. In plaats van nauw te beginnen en constant uit te breiden naar omhoog, zoals een omgekeerde kerstboom, kent meercellig leven een breed begin en versmalt naar omhoog [zie figuur 23].

Gould, samen met Norman L. Glinsky en Rebecca Z. German, ontdekten een terugkerend patroon wat betreft vertakkingen: in het begin is er een *bottom-heaviness* gevolgd door *massale extinctie*, gevolgd door een zich *symmetrisch stabiliseren en differentiëren* van wat overblijft.

“The quantitative study of directionality in life’s history (replacing vague, untestable, and culturally laden notions of ‘progress’) should receive more attention from palaeobiologists. [...] [We have] discovered the same temporal asymmetry - a *bottom heaviness* expressed in several ways - may *define a new arrow of time to specify the direction of evolution*.” (Gould et al., 1987:1437, m.c.)

Een taxonomische groep ontstaat als een enkele soort, kent een maximale diversiteit en sterft daarna uit. Daarbij is het zo dat die maximale diversiteit zich steeds in het begin voordoet, waardoor het een *richting* toont in de tijd (Ibid.:1438).

“In more general terms, bottom-heavy asymmetry arises when an initial emptiness permits unusual opportunity for diversification (we reject the conventional

designation, with no evidence beyond the rapid increase itself, of such radiations as 'adaptive', because these are the very situations that may permit at least a short reign for drastic suboptimality). Clades diversify out in a world at or closer to equilibrium.” (Ibid.: 1441)

Het patroon van maximale vroege breedte is een algemene eigenschap van verschillende schalen in de tijd. Die bottom heaviness, kent dan na (grotendeels) eliminatie, een symmetrie. Het geeft een richting aan de tijd.

Gould (1989: 304) interpreteert die bottom heaviness dan als “*early experimentation [...] and later standardization.*” De dispariteit wordt voor het grootste deel geëlimineerd en de rest is standaard voor de soorten die zich dan hierbinnen ontwikkelen, grote diversificatie.

Dit wat betreft de decimatie, nu komen we tot onze *eerste vraag*: hoe kon zo’n maximale dispariteit zo plots ontstaan? Drie verklaringen zijn mogelijk.

Een *eerste* stelt dat grote dispariteit in het begin mogelijk was, omdat de ecologische niche leeg was, de conventionele verklaring die we al tegenkwamen bij Mayr. Zo konden de meest verschrikkelijke monsters ontstaan, er was genoeg plaats en er waren genoeg bronnen. Naarmate alles zich vulde, werden de slechte geëlimineerd. Gould stelt dat dit zeker een rol moet gespeeld hebben, maar het kan niet het enige zijn. Het externe milieu is niet voldoende, de organismen zelf, hun *intern* milieu moet ook veranderd zijn.

“I have to believe that organisms as well as environments were different in Cambrian times, that the explosion and later quiescence owes as much to a change in organic potential as to an altered ecological status.” (Ibid.: 230)

Een *tweede* verklaring is die van Stuart Kauffman, er is een vroege diversificatie, die gevolgd wordt door een fixatie: een eigenschap van systemen is dat ze vast komen te liggen aan hun pieken in het waardelandschap: de verschillende soorten verspreiden zich, alles zit propvol, ze kunnen nergens naar toe. Ze raken zó aangepast aan hun omgeving, dat zelfs al wordt er ruimte gecreëerd, ze daar niet kunnen leven. Twee mogelijkheden, of je blijft waar je bent of sterft, veranderen van plaats is niet meer mogelijk (Ibid.: 232).

Een *derde* verklaring: de genetische systemen *zelf* kennen een richting. Sociobiologie benadrukt dat alhoewel organismen komen en gaan, genen onsterfelijk zijn, ze verouderen niet. “*But perhaps genetic systems do ‘age’.*” (Ibid.: 230) Met andere woorden: niet alleen het extern, maar ook het *intern* milieu van toen moet verschillen van het onze. Dit heeft te maken met analogie en homologie. *Analogie* betekent dat verschillende organismen verschillend van elkaar tot dezelfde eigenschappen komen door een externe invloed. *Homologie* wil zeggen dat nu verschillende organismen, dezelfde eigenschappen hebben, omdat ze van dezelfde voorouder komen, interne invloed: gemeenschappelijke genen.

De wezens van de Cambrische explosie worden gezien als hebbende dezelfde eigenschappen: ze gaan allemaal dood, maar dit komt van buitenaf uit de omgeving, want ze hebben niets gemeenschappelijks. Zoals Gould opmerkt: “... *what could be more different, one from the other, than a trilobite, a snail, a brachiopod, and a echinoderm?*” (Ibid.: 231).

Gould merkt op dat we er vandaag de dag vanuit gaan, dat aangezien die dieren er vandaag zo verschillend uitzien, ze toen genetisch even verschillend waren (het principe van uniformiteit). Maar het zou evengoed het geval kunnen zijn dat de gemeenschappelijke reactie, uitsterven, niet analoog, maar homoloog te verklaren is, meer bepaald de homologie van het genetisch systeem. Gould:

“Of course, life needed the external push of ecological opportunity, but its ability to respond may have marked a shared genetic heritage, now dissipated.” (Ibid.: 231-2)

In navolging van Valentine, van waar hij deze idee haalt, stelt Gould dat het de overweging waard is ervan uit te gaan dat genetische systemen *verouderen*, in die zin dat ze grote recombinate niet meer kunnen uitvoeren. Misschien was de mogelijkheid om snel nieuwe bouwplannen te vormen wel iets dat we hebben achtergelaten in de Burgess, misschien kunnen er wel nooit meer nieuwe lichaamsplannen ontstaan, om het even de gegeven ecologie. Gould:

“I have no profound suggestions about the potential nature of this genetic “aging”, but simply ask that we consider such an alternative. Our exploding knowledge of development and the mechanisms of genetic action should provide, within a decade, the facts and ideas to flesh out this conception. [...] We cannot, for now, go beyond such crude and preliminary suggestions.” (Ibid.: 231)

Vandaag zijn we die tien jaar verder en het antwoord op deze vraag bestaat.

7. HOMEOTIC GENES

“It is however, one thing to identify potential categories of genetic change, based on the delineation of homeobox genes, their domains and expression, their fields of interaction, and the structures they ultimately create, and, from this, to have a sense of the evolutionary background of major groups of multicellular animals. But it is another to try to understand the picture of evolution by means of homeobox regulation.”

(Schwartz, 1999: 349)

Met Gould stelden we ons in het vorige deel twee vragen: (1) wat is de oorzaak van de dispariteit (het voorkomen van de gevarieerde lichaamsplannen in het begin van de evolutie van meercellig leven) en vast hieraan de vraag of de organismen die deze verschillende bouwplannen tonen wel zo verschillend zijn als we denken en (2) wat is de oorzaak van de decimatie (de reductie van deze bouwplannen), vast aan de vraag of genen verouderen. Het antwoord op deze vragen vinden we bij de homeotische genen.

7.1. De dispariteit van de Burgess: homoloog of analoog ?

Jeffrey H. Schwartz, reeds een aantal keer aan bod gekomen in bovenstaande, heeft niet alleen een prachtig overzicht gegeven van de verschillende theorieën binnen de evolutiebiologie, hij beantwoordt ook Goulds vraag of er bij de verschillende bouwplannen sprake is van homologie of analogie.

Het antwoord ligt hem in de *homeotische genen*. Er wordt een onderscheid gemaakt tussen regulatieve en structurele genen. *Structurele* genen zijn de dragers van specifieke eigenschappen, zoals bijvoorbeeld de kleur van de ogen en de haarkleur. Wat betreft de mens, de chimpansee en de bonobo bijvoorbeeld zijn deze voor bijna 99% identiek. *Regulatieve* genen, *homeotische genen* (in de literatuur ook wel ‘master control genes’ genoemd) (Gehring, 1998) zijn nodig voor de ontwikkeling van het individu in zijn geheel en hebben betrekking op het lichaamsplan. Regulatieve genen dirigeren het hele lichaamsplan van een organisme: ze zijn in staat, langs de proteïnen waarvoor ze coderen, een reeks van genen (structurele of regulatieve) te activeren en uit te schakelen. Naargelang hun (in)activatie wordt een cel bijvoorbeeld een levercel of een hersencel en krijgt een organisme bijvoorbeeld armen en benen of poten of vinnen. Ze zijn dus oorzaak van de celdifferentiatie bij de zygote, meer zelfs, ze zijn oorzaak van differentiatie van alle aspecten van een organisme. Het zijn bijvoorbeeld regulatieve genen die er waarschijnlijk voor zorgen dat wij neoteen zijn en primaten niet. Regulatieve genen zorgen dus voor de morfologische variatie tussen soorten.

In 1983-84 werd in het genoom van fruitvliegen een homeotische keten van genen en proteïnecomplexen gevonden. Later werd ontdekt dat niet alleen fruitvliegen, de begeerde onderzoekssubjecten van de evolutiebiologen, maar zowat alle meercellige organismen deze

keten van regulatieve genen en proteïnen met elkaar delen. De term *homeobox* werd gelanceerd om deze genen te duiden. Bij fruitvliegen spreekt men van *Hom*genen, bij zoogdieren van *Hox*genen, maar onderzoek wijst uit dat het grotendeels om *homologe* genen gaat, genen die dus een zelfde oorsprong kennen. De homeobox bestaat uit 180 nucleotiden in het DNA en is grotendeels opgebouwd uit regulatieve genen, dus genen die te maken hebben met de lichaamsvorm die een organisme aanneemt. De genen die deel uitmaken van de homeoboxen van verschillende organismen, soorten en eukaryotische rijken kunnen onderling van elkaar verschillen, maar onderzoek wijst uit dat alle variatie het resultaat is van dezelfde oorspronkelijke genen die de homeobox vormden. Het verschil ligt hem voornamelijk in duplicatie van dezelfde genen.

Walter Gehring, ontwikkelingsbioloog en dus iemand die zich bezighoudt met de studie van de ontogenie, een tak die geen deel uitmaakt van de Moderne Synthese, is één van de ontdekkers van deze homeobox en schrijft hierover:

“The discovery of the homeobox expanded our self-awareness in two principal ways. First, master control genes [homeogenen] provided an awareness of the overall genetic plan that controls the development of organisms from egg to adult. Second, a survey of all the major multicellular animal groups has shown that all contain a similar and related set of master control genes, revealing *the astounding fact that during a billion and more years of evolution, a single maturing system of developmental control has produced the variety of biological life that we know today* – flies, snails, sea stars, fishes, and ourselves!” (Gehring, 1998: x, m.c.)

Voor meer dan een biljoen jaar reeds, is de ontwikkeling van een organisme zijn lichaamsplan, maakt niet uit tot welk eukaryotisch rijk het behoort, afhankelijk van dezelfde homeotische genen. We dragen dus niet enkel een universele genetische code, we delen ook met alle meercellige organismen een vast systeem dat instaat voor de ontwikkeling van morfologische vormen.

De regulatieve genen van een homeobox coderen voor proteïnen die niet noodzakelijk onmiddellijk een directe structuur vormen. Proteïnen, afkomstig van één regulatief gen kunnen ‘reizen’ naar een ander deel van het DNA en daar een ander gen (regulatief of structureel van aard) activeren of uitschakelen. Op deze manier kan er een constante wisselwerking tussen genen-proteïnen-genen ontstaan en het is deze wisselwerking die zorgt voor complex georganiseerde morfologische structuren zoals vleugels bijvoorbeeld. Verschillende homeogenen tegelijk kunnen eveneens geactiveerd zijn, waardoor hun werking kan overlappen. Verschillende homeogenen of clusters van homeogenen die op verschillende tijdstippen geactiveerd worden, hebben eveneens grote gevolgen op de ontwikkeling van een organisme (Schwartz, 1999: 338).

In de ontwikkelingsbiologie en de embryologie wordt algemeen aanvaard dat de ontwikkeling van een individu zich voltrekt van *binnen naar buiten*, eerst het lichaam, dan de armen, dan de handen, ... en dat die celdifferentiaties bijgevolg gepaard gaan met een *toename van specificiteit* wat betreft de functie die de cel aanneemt, ecto- meso- endoderm⁴⁴ gevolgd

door levercellen bijvoorbeeld. Niet elke cel kan om het even welke functie uitvoeren, de verschillende cellen moeten orders krijgen van regulatieve genen wat betreft de structuur die geproduceerd wordt. Het zijn dus de regulatieve genen die beslissen of cellen bijvoorbeeld levercellen of dergelijke worden en welke cellen die van de lever zullen worden. Homeogenen reguleren op deze manier de volledige ontogenese van een individu (Schwartz, 1999: 331-3).

Homeogenen zelf kunnen ook veranderen, door het *invoegen of verwijderen* van een nieuwe moleculaire sequentie binnen de cluster of door het *verdubbelen* van de reeds aanwezige genen binnen zo'n cluster. Dit zijn dan *mutaties*, merkt Schwartz op. Het organisme waarin die mutaties in de homeogenen zich voordoen, zullen er drastisch anders uitzien. Maar de verandering van een organisme of de bouwplannen tussen de organismen kan ook het gevolg zijn van de *activatie of uitschakeling* van deze homeogenen, terwijl deze normaal aan het werk zouden moeten zijn of niet. Organismen kunnen eveneens veranderen door *nieuwe combinaties* van homeogenen, *nieuwe overlappingen*, de *positie* waar homeogenen zich bevinden kan variëren of de *tijdstippen* van activatie kunnen verschillend zijn (Ibid.: 333-348).

Gould merkt in bovenstaande op dat de algemene attitude is: wat kan er meer verschillend zijn van elkaar dan een slang, een insect, een zeester of een zoogdier, ... ? De verschillende organismen van de verschillende rijken kennen zo'n verschillend lichaamsbouwplan dat aangenomen wordt dat ze ook genetisch sterk van elkaar verschillen. Gould stelde zich hierbij de vraag of dit zo is, of ze altijd genetisch verschillend geweest zijn.

Deze vraag heeft betrekking op homologie en analogie. Dezelfde homeogenen echter liggen aan de basis van deze verschillende morfologische structuren van deze verschillende soorten. De verschillende manier van samenwerking van dezelfde homeogenen, een ander tijdstip of duur van activatie of inactivatie, zorgen voor de zo verschillende bouwplannen. De homeogenen van deze organismen zijn met andere woorden *homoloog*: ze kennen een zelfde oorsprong.

“It appears that the homeobox has revealed a universal genetic mechanism for the control of morphogenesis.” (Gehring, 1998: 194)

Of een wezen bilateraal of radiaal symmetrisch⁴⁵ wordt: een mens of een zeester, twee totaal verschillende lichaamsbouwplannen, is afkomstig van dezelfde homeogenen, die op een ander tijdstip, op een andere manier samenwerken (Schwartz, 1999: 350).

7.1.1. Veertiende these

Het mutatieconcept moet herdacht worden

De ontdekking van homeogenen en de homeobox, geven nieuwe inzichten in het genetisch materiaal en de evolutie van soorten. Het mutatieconcept moet namelijk herdacht worden. Deze these hangt vast aan de elfde en de dertiende these.

De elfde these stelde reeds dat neodarwinisten onvoldoende rekening houden met de verschillende ontogenetische processen: ze kloppen op de deur, maar gaan niet binnen. de Beer benadrukte reeds dat de nadruk dient gelegd op de 56 andere celgeneraties, nodig om van een zygote tot een individu uit te groeien (het zijn namelijk de homeogenen die voor deze celgeneraties zorgen). Neodarwinisten begrijpen genen ook maar al te vaak als atomistische eenheden, waarbij er ééntje soms een puntmutatie ondergaat en deze micro-evolutie is daarbij volgens deze theoretici voldoende om op lange termijn macro-evolutie teweeg te brengen.

Deze these gaat dan ook gepaard met de dertiende these die stelde dat er een verschil was tussen micro- en macro-evolutie, meer bepaald er treedt een discontinuïteit op tussen soorten. Er is geen sprake van graduele evolutie, waarbij men, langs de vorming van intermediären, traag evolueert naar een andere soort. Soorten zijn discontinu en verschillen kwalitatief van elkaar (niet in de zin van beter of minder; hoger of lager in de evolutie, maar in de betekenis van emergente evolutie: de herschikking van een bestaand patroon).

Dat mutaties herdacht moeten worden vanuit de ontdekking van regulatieve genen wordt aangetoond met een aantal voorbeelden.

We zagen reeds dat organismen bilateraal of radiaal symmetrisch waren ten gevolge van dezelfde homeogenen. Enkel deze hun *tijdstip* van activatie en *interactie* verschilt bij deze zo verschillende organismen. Schwartz (1999: 350):

“Since this sequence of cell-cell and cell-product interaction yields the body axes of animals with heads and tails, right and left, and up and down, one might expect that a different set of homeobox genes, messenger RNAs, and proteins would be involved in programming the body plan of a radially symmetrical animal, such as a starfish or a sea urchin, in which the appendages of the organism are arranged like the spokes of a wheel around a central axis. This however, is not the case. [...] Although the adult may be arranged in a radial pattern, an echinoderm begins its developmental life in the same way that a bilaterally symmetrical animal does, with cell organization reflecting up-and-down, side-to-side, and front-to-back axes. But after starting off life with the cellular axes of a bilaterally symmetrical animal, an echinoderm then becomes transformed into an organism with a specific, five-part, or fivefold, radial body plan.” (Schwartz, 1999: 350)

Bovenstaand citaat toont ook dat organismen hun embryonale leven kunnen beginnen met één specifiek lichaamsplan dat tijdens hun verdere ontwikkeling kan overgaan tot een ander lichaamsplan. De dertiende these stelde dat er een verschil was tussen micro- en macro-evolutie: er was geen sprake van graduele veranderingen die op lange termijn leidden tot speciatie. Soorten konden ineens ontstaan, alsof uit het niets, zonder dat er intermediären gevonden werden bij de fossielen. Embryologen zoals bijvoorbeeld de Beer, maar ook bijvoorbeeld Garstang benadrukten reeds in het begin van de negentiende eeuw dat heterochronie een mogelijke rol speelt in de ontwikkeling van nieuwe soorten en zelfs hele klassen en rijken van organismen tot gevolg kan hebben.

Garstang wees er reeds op dat vertebraten (de gewervelden en dus dieren met een intern skelet georganiseerd rondom een ruggengraat) als het ware uit het niets plotseling verschenen in de fossielen. Ongewervelden, organismen die reeds voor de gewervelden bestonden hebben hun centraal zenuwstelsel langs hun *buikzijde*, terwijl vertebraten dit hebben langs hun *rugzijde*. Er bestaat echter geen graduele evolutie met intermediären van de ongewervelden naar de gewervelden. De enige mogelijke evolutionaire link tussen beide, zijn de chordaten. Chordaten worden eveneens bij de vertebraten gerekend, maar bezitten geen skelet. Wel bezitten ze een verharding op hun rug dat lijkt op een skelet. Bij vertebraten die wel een skelet hebben is dergelijke verharding ook waarneembaar in de foetus en tijdens hun embryonale ontwikkeling groeit dit uit tot een skelet. Maar de link tussen chordaten en ongewervelden toont zich ook niet in intermediären. Het enige organisme dat de ongewervelden evolutionair linkt aan de chordaten (een tak van de vertebraten) is de tunikaat (een manteldiertje) en dan nog slechts in deze zijn kinderlijke staat, wanneer het een larve is (Schwartz, 1999: 131-3).

The lack of transitional evolutionary stages between adult invertebrates and chordates [...] is a case in point. The only potential links between these groups are found in forms like the tunicate, but only in their larval stages.” (m.c., Schwartz, 1999: 369)

Een volwassen tunikaat ziet eruit als een mosselachtig dier en het blijft z'n hele leven op dezelfde plek, waar het, net als mosselen, kolonies vormt. Zijn mond bevindt zich naast zijn anus. De larve van de tunikaat echter zwemt vrij rond en kent een recht lichaam met bovenaan de mond en onderaan de anus en op de rugzijde een verharding, zoals chordaten dat hebben. Ze lijken daarbij, ook in spierweefsels, bilaterale wezens te zijn, net zoals vertebraten dat zijn. Als de tunikaat volwassen wordt, verliest hij de verharding en plooit hij zich zo dat mond en anus naast elkaar komen te liggen en wordt het asymmetrisch (Schwartz, 1999: 133).

Met andere woorden paedomorfose, het behouden van kinderlijke eigenschappen ten gevolge van een versnelling van seksuele rijpheid, speelt een rol in de evolutionaire route van ongewervelden naar gewervelden. Er moet een mutatie geweest zijn in de regulatieve genen waardoor deze larven van de tunikaat zich ontwikkelden tot chordaten. Het homeoboxgen verantwoordelijk hiervoor is bekend: het is het *Manx* gen. Wanneer dit gen geactiveerd wordt bij tunikaten, iets wat zich zeer vroeg in hun ontogenese voordoet, vertonen ze de chordaatachtige eigenschappen zoals de verharding, enzovoort. Als het gen niet langer actief is, verdwijnen deze kenmerken en wordt de larve een volwassen individu. Als dit *Manx* gen een mutatie zou ondergaan, wat hier inhoudt dat zijn activatie verlengd zou worden, geeft dit een evolutionaire route van ongewervelden naar chordaten en van hieruit naar vertebraten (Schwartz, 1999: 369-7)

Schwartz (Ibid.: 351, m.c.):

“These observations [...] point out the fundamentals of development from the standpoint of homeobox genes. First, the basic body plan of an organism is laid out. Then it is subdivided into regions. And then the more detailed aspects of morphology

emerge. Throughout all of this, *the same homeobox genes and products can be involved, but their roles in the development of an organism can differ in degree of morphological generality or specificity.*”

Alle meercellige organismen delen dezelfde, zo niet alle homeogenen. De grootste verrassing echter komt waarschijnlijk van de ontdekking dat ook *ogen* *homoloog* zijn, ons tweede voorbeeld. De ontwikkeling van het oog bij de verschillende organismen was iets waar Darwin al mee worstelde. Ook neodarwinisten zagen dit als een groot probleem: hoe kan natuurlijke selectie, langs minieme mutaties, op lange termijn, leiden tot een functioneel oog en vooral: wat zou het nut of de functie zijn van organismen en wat zou hun overlevings- of adaptieve waarde zijn, als ze drager zouden zijn van nog niet functionele, onafgewerkte ogen ? (De teleologische ondertoon die we reeds bespraken bij de tiende these).

Dawkins bijvoorbeeld zegt dat men volgens de theorieën van Mendel en Darwin, slechts 400.000 generaties nodig heeft om ‘blind’ (natuurlijke selectie is niet vooruitziend) een functioneel oog te maken. Allemaal goed en wel, maar:

“Curiously lacking, as well, was any discussion by Dawkins of the selection pressure that would have set the process in motion and of the selective advantage of members of more than 399,000 generations of their species would have enjoyed as they served as conduits for this ever-invagination, liquid-filled pair of pockets in their head region. But, once the process had taken off on this trajectory, there was, as Dawkins saw it, no turning back. For, in his view of evolution, *[u]nlike human designers, natural selection can’t go downhill, not even if there is a tempting higher hill on the other side of the valley.*’ It is however, one thing to model how such changes might have occurred seamlessly and gradually, and another to have a basis for doing so.” (Schwartz, 1999: 361-2)

U raadt het al, er zijn homeogenen aan het werk bij het vormen van een oog. Eén homeogen, als dit geactiveerd is, dan zal dit gen een cluster van genen activeren (wel 2 500 om precies te zijn) en hieruit ontstaat ineens een functioneel oog.

“A single gene can turn on a cascade of some 2,500 genes that are required to “build” an eye.” (Gehring, 1998: 203)

Als dit gen bijvoorbeeld, dat zorgt voor de activatie van alle genen noodzakelijk bij de oogformatie, geactiveerd wordt op de toppen van mijn vingers, in plaats van in mijn aangezicht, dan zal ik vijf volledig functionerende ogen hebben op die toppen van mijn vingers. Is dit gen niet geactiveerd, dan worden de rest van de genen met betrekking tot oogformatie ook niet geactiveerd (de taak van dat gen) en krijgt men nooit een oog. Zo ‘simpel’ is dat⁴⁶. Simpel in die zin dat men geen antwoord moet zoeken op teleologische vragen als de wat-vraag, die automatisch vraagt naar een functie, een nut en een doel van een bepaalde eigenschap.

Wat bij ons een oog doet ontstaan doet ook bij een fruitvlieg of een olifant of een garnaal een oog ontstaan, zelfs al zijn ze lid van verschillende fylogenetische takken en zelfs al zien deze organismen op een andere manier. Dit is niet analoog ontstaan, dit is *homoloog*: dezelfde homeogenen zijn aan het werk bij die zo verschillende organismen.

Grote morfologische veranderingen kunnen dus het gevolg zijn van het al of niet geactiveerd zijn van één homeogen (Schwartz, 1999: 361).

De grote dispariteit van lichaamsplannen en de grote fylogenetische takken die zich vormden bij de Cambrische explosie, moet men niet zien als de-novomutaties, die elk onafhankelijk van elkaar zijn ontstaan, integendeel, ze zijn het anders samenwerken op nieuwe plaatsen binnenin een organisme, van de reeds bestaande homeogenen (Schwartz, 1999: 352).

“All multi-cellular animals are united by their shared homeobox genes. This commonality reflects the persistence for more than half a billion years of the genes that are basic to the development of organisms as distinctive in their own right, and blatantly morphologically different from one another, as worms and humans. [...] The fact that the *evolution of complex shapes and structures is not due to the gradual accretion of minute changes but, instead, results essentially from a shifting of when and where various homeobox genes are turned on or off* has captured the imagination of a growing number of evolutionary biologists.” (Schwartz, 1999: 352, m.c.)

Soorten en zelfs hele rijken ontstaan niet door micromutaties van structurele genen die uiteindelijk leiden tot graduele evolutie langs intermediären, speciatie is het gevolg van het anders werken van reeds bestaande homeogenen.

Al zij die de Synthese niet gehaald hadden, diegene die zeiden dat evolutionaire veranderingen verschilden van natuurlijke selectie, diegene die zeiden dat er een discontinuïteit was tussen micro- en macro-evolutie, diegene die zeiden dat chromosomale herschikkingen alleen konden leiden tot speciatie, diegene die zeiden dat ontogenetische processen eveneens belangrijk zijn om evolutie te begrijpen, werden herbekeken.

Neodarwinisten wezen erop dat wat zich op macroniveau voordoet in het verlengde ligt van wat zich op microniveau voordoet. Kleine mutaties samen, leiden tot speciatie. Met hun fruitvliegen hadden ze de lengte van de vleugels kunnen verkleinen en vergroten, recessieve eigenschappen naar boven kunnen brengen en dergelijke meer en zelfs al wisten ze - de meesten, op een paar te ijverige wetenschappers na - dat ze nooit tot een nieuwe soort waren gekomen, toch veronderstelden ze dat uiteindelijk, gegeven genoeg tijd, dit wel het geval zou zijn.

Als we spreken over fruitvliegen, komt het probleem dat zich hieromtrent stelt niet meteen tot uiting. Laat ons echter eens als voorbeeld albinisme nemen bij mensen, dat voor een groot deel ontstaan is door inteelt, of het eiland van de volledig kleurenblinden, de wild type in de populatie omdat er geen dominante allel meer is die deze recessieve staat maskeert. Neodarwinisten verplichten ons aan te nemen dat deze mensen die drager zijn van deze

eigenschappen soorten zijn in wording, dat zij niet echt meer mensen zijn, ze zijn reeds op weg naar een andere soort. Of wat met zwarten, sluiten we Afrika af, binnen miljoenen jaren zijn ze of uitgestorven, of een nieuwe soort? Dit is waar het op neerkomt, zo men de neodarwinisten moet geloven, hetzelfde voor de fruitvlieg als de mens. Eugenetica ligt daar niet ver van af.

Nu weten we echter dat deze eigenschappen slechts betrekking hebben op structurele genen. Een eigenaardigheid hierbij was dat er soms een plateau, een muur bereikt werd, met andere woorden er was geen selectie meer mogelijk, de erfelijkheidsgraad was 0. Niettemin concludeerden ze dat deze microvariatie zou leiden tot nieuwe soorten. Gould bijvoorbeeld merkt herhaaldelijk op in verschillende boeken dat dit bewijst dat Mendel niet voldoende is om speciatie te verklaren, maar er werd niet geluisterd. Goldschmitt eveneens, zelfs al waren zijn motten fenotypisch volledig veranderd, nog steeds geen nieuwe soort, daarvoor was macromutatie nodig, een chromosomale herschikking, maar ook hij kreeg geen gehoor.

Nu kan men op basis van homeogenen stellen dat verschuivingen in dominante en recessieve genen, zelfs puntmutaties binnen deze structurele genen, noch op micro- noch op macroniveau ooit zullen leiden tot een nieuwe soort. Het zijn niet mutaties in structurele genen die leiden tot speciatie, alle experimenten uitgevoerd door neodarwinisten spelen zich af op het niveau van structurele genen, oogkleur, haarkleur, lengte van staarten. Het zijn echter mutaties die zich afspelen op het niveau van homeogenen die leiden tot verschillende soorten, het hebben van een oog, of niet hebben van een oog, het hebben van een staart of het niet hebben van een staart. Hierdoor zijn we ook onmiddellijk van de eugenetische implicaties af.

Het hebben van de heterozygotische of de homozygotische staat voor bijvoorbeeld lange of korte vleugels, heeft geen belang op het hebben van vleugels. Schwartz:

“Developing a major structural feature and having a nuance in its size or shape are two different things.” (Schwartz, 1999: 360)

Schwartz verzet zich tegen de sociobiologie. Sociobiologen gaan ervan uit dat de *functie* de *vorm* bepaalt, reeds voor het oog er is, wordt het gemaakt met als *doel* te kunnen zien. Natuurlijke selectie is iets wat zich voltrekt op het niveau van de functies en is derhalve een blinde horlogemaker. Ze plaatsen de functie (de essentie) van een orgaan (bijvoorbeeld zien) voor de existentie (het werkelijk bestaan) van dat orgaan. Bij Schwartz heeft men eerst de ontwikkeling van de vorm (in zijn geheel): een volledig oog of geen oog. Het is pas als men een oog heeft, dat dit oog ook een functie heeft: zien. De essentie (zien) komt na de existentie.

Als student filosofie leer je twee grote filosofische stromingen van elkaar te scheiden aan de hand van twee slogans: *essentie voor de existentie*, de slogan die de teleologische leer van Aristoteles duidt en: *de essentie na de existentie*, het motto van Sartres existentialisme. Bij Sartre krijgt een individu maar betekenis en inhoud na zijn geboorte. Bij Aristoteles ligt de betekenis al van op voorhand vast, zelfs voor de geboorte.

Het verschil duidt ook het onderscheid dat we reeds maakten bij de tiende these: de wat-vraag en de waarvoor-vraag zijn teleologisch: er wordt gevraagd naar de functie, het doel van een orgaan, wat ons richt naar de toekomst om een vraag over het verleden, het ontstaan van een orgaan te beantwoorden. De (vanaf-) wanneer-vraag echter, richt zich naar het verleden: wanneer kon een eigenschap ontstaan? Dit is een constructivistischere benadering omdat de vraag naar de functie slechts gesteld wordt zodra een eigenschap bestaat: de eigenschap krijgt pas haar inhoud of invulling nadat ze ontstond. Meer zelfs: de vorm en de inhoud vallen samen.

Vraag nu is: is een verandering in een homeoboxgen een micro- of een macromutatie?

Micro- en macro-evolutie verschilt van micro- en macromutatie. Aangetoond werd dat er een verschil is tussen micro-evolutie (puntmutaties in structurele genen binnen één soort) en macro-evolutie (speciatie ten gevolge van mutaties in regulatieve genen). De vraag die we ons nu stellen is of zo'n mutatie in een regulatief gen groot of klein is: of er een volledige herschikking van chromosomen moet plaatsvinden of niet?

Wanneer homeogenen muteren, wat voornamelijk betrekking heeft op de plaats, duur en tijdstip van (in)activatie, heeft zich geen volledige herschikking van een chromosoom of chromosomen voorgedaan, zoals Goldschmitt nog dacht. Mutatie heeft bij homeogenen ook vooral betrekking op duplicatie van reeds bestaande homeogenen, waardoor het genoom groter wordt, een tendens waar te nemen in de evolutie van leven: organismen later ontstaan in de evolutie kennen grotere genomen.

“The [ongeveer] [...] 70,000 genes of Vertebrates would then reflect the two massive duplication events that are thought to have occurred early in history. If such is the case, then, except for vertebrates, morphological innovation within the bilaterians would not have relied so much on generation of new genes as on tinkering with an already existing array. The new phylogeny thus reemphasizes the importance of evolution of developmental regulatory networks.” (Adoutte, 2000: 4456)

Opvallend is dat nieuwe genen en mutaties (begrepen als puntmutaties) zich zeer zelden ontwikkelen in de homeobox. Gehring (1998: 112-3):

“[I]t turned out that the regulatory sequences, with the exception of the dispensable region, were highly conserved in evolution even more strongly than parts of the protein coding region. This indicates that there is a strong selective pressure on these regulatory DNA sequences so that mutations are generally not tolerated.”

Dat leven een conservatief proces is (de vijfde these), wordt met dit citaat nog maar eens bevestigd. Als een regulatief gen muteert, een puntmutatie ondergaat of een verandering plaatsvindt in duur, tijdstip en plaats van activatie, dan is er eerder sprake van een micromutatie, maar omdat deze genen *pleiotropisch* zijn (Gehring, 1998: 116), wat wil zeggen dat één gen in staat is een hele reeks genen te activeren, leidt dit haast uitsluitend tot

grote morfologische veranderingen en uiteindelijk tot speciatie of extinctie (als de specifieke combinatie dodelijk blijkt te zijn).

Hoewel een micromutatie, deze kan leiden tot macro-evolutie. Macro-evolutie die *discontinu* is, niet omdat ze niet het gevolg is van een kleine mutatie, maar omdat deze kleine mutatie leidt tot grote, *discontinue kwalitatieve* verschillen. Vandaar dat homeogenen aan de basis liggen van *emergente* evolutie: de manier waarop (meestal) reeds bestaande delen gaan samenwerken: het organisatiepatroon leidt tot grote kwalitatieve veranderingen (niet begrepen als hoger of lager op de ladder). De hiaten waar paleontologen het over hebben, zijn dan ook wat ze zijn: hiaten.

Door vergelijkend genenonderzoek kan men niet alleen de evolutionaire lijnen van structurele genen volgen, maar ook die van homeogenen en zo op zoek gaan naar homologen van genen in vroegere organismen. Wat betreft de discontinuïteit tussen ongewervelden en gewervelde bilaterale wezens, kan men op basis van onderzoek verricht aan de hand van de vergelijkende sequentieanalyse, reeds definitief bewijzen dat er geen intermediären zijn tussen deze klassen. Meer zelfs, op basis van vergelijkend genenonderzoek tussen de soorten, wordt vandaag zelfs een heel nieuwe ‘levensboom’ getekend.

“The new molecular based phylogeny has several important implications. Foremost among them is the disappearance of “intermediate” taxa between sponges, cnidarians, ctenophores, and the last common ancestor of bilaterians or “Urbilateria”. [...] *We have lost the hope, so common in older evolutionary reasoning, of reconstructing the morphology [...] through a scenario involving successive grades of increasing complexity based on the anatomy of extant “primitive” lineages.* [...] In this respect, the situation is not unlike the new perspective emerging on the phylogeny of eukaryotes as a whole, in which most of the formerly intermediate taxa have been pulled upwards.” (Adoutte et. Al, 2000: 4455, m.c.)

Micro- en macro-evolutie verschillen van elkaar: beide zijn het gevolg van kleine mutaties, maar het concept mutatie krijgt bij de twee soorten genen een totaal andere invulling. Een kleine en derhalve micromutatie in een homeogen, kan leiden tot grote evolutionaire veranderingen zoals speciatie en extinctie: macro-evolutie. De mutatie zelf moet daarbij niet groot zijn: het hele chromosoom moet niet herschikt worden. De mutatie van een homeoboxgen heeft vooral betrekking op duur, tijdstip en plaats van activatie en de pleiotropische eigenschappen van deze genen, waardoor ten gevolge van die éne kleine mutatie, onmiddellijk een hele reeks genen wel of niet geactiveerd worden, zorgen ervoor dat ze ineens, zonder intermediären en derhalve discontinu, kunnen leiden tot nieuwe soorten, klassen en zelfs rijken. Mutaties bij homeogenen verschillen daarom van mutaties in structurele genen, waarbij nucleotidebasen toevallig vervangen worden door een andere. Deze micromutaties, de puntmutaties die structurele genen ondergaan, leiden echter slechts tot individuele variatie binnen een soort. Enkel regulatieve genen kunnen leiden tot macro-evolutie. Homeogenen kunnen natuurlijk ook puntmutaties ondergaan, maar er werd reeds opgemerkt dat dit doorheen de evolutie zeer zelden voorkomt.

Schwartz verzoent de micromutaties die homeogenen ondergaan en die leiden tot macro-evolutie met Mendel.

Een kleine mutatie, zo merkt Schwartz op, in een homeoboxgen, kan zich mendeliaans recessief verspreiden in de populatie. Zelfde verhaal, door inteelt kunnen er homozygoten voor de recessieve staat verspreid worden in een populatie en dan kan selectie zich voordoen. Maar ook voor hem, zoals bij de rest, moet de recessieve staat zelf dominant worden, de wild type verwerpen. De vraag is hoe? Hoe wordt – eens een mutatie in de recessieve staat zich heterozygotisch voldoende verspreid heeft in een populatie - omgezet in de dominante staat ? Antwoord daarop is: “*To this day, no one knows how the transformation of a recessive allele into a dominant one occurs.*” (Schwartz, 1999: 358). In ieder geval zal de naar de dominante staat geconverteerde mutant geen hoopvol monster zijn, via de recessieve staat is hij heterozygotisch reeds verspreid. Wat betreft speciatie, stelt hij *partnerherkenning* centraal: diegene met ogen zullen kiezen voor soortgelijken, niet voor diegene zonder ogen. Ze zijn nog steeds van dezelfde soort, alleen ze zullen elkaar niet herkennen als potentiële partner. (Zoals bijvoorbeeld zebra's en paarden seksueel compatibel zijn, maar elkaar niet herkennen als potentiële partner.)

Op deze manier zullen, op lange termijn, verschillende mutaties binnen de homeoboxgenen leiden tot definitieve speciatie, niet verschillende mutaties binnen de structurele genen. Deze laatste zijn oorzaak van variatie binnen een soort als gevolg van natuurlijke selectie, het leidt *niet* tot evolutie. Het zijn de mutaties binnen de homeoboxgenen die leiden tot evolutie, samen met een herkennen van elkaar als potentiële partners (Schwartz, 1999:361-7).

“If a mutation were of a sort that affected the controlling region of a homeobox gene cluster, or a specific homeobox gene, and it altered the interaction of homeobox genes and their products and, ultimately, the final morphology of the organism, then that would be something of significance. But it would still be a mutation, and *it would still behave within the parameters of Mendelian inheritance*. It is just that the consequence of such a mutation would be profoundly different from the genetic change that would alter eye colour, height, or any similar kind of variation on an already established genetic and morphological theme.” (Schwartz, 1999: 368, m.c.)

Of het verhaal van de homeogenen op dergelijke wijze verzoend kan worden met Mendel, laat ik aan de experts over. De recessieve en dominante staat van de allelen zijn abstracte concepties die reeds ontwikkeld werden voor het genoom ontcijferd werd. Mendel nam aan dat een eigenschap gedetermineerd werd door één factor (gen) en dat factoren (genen) maar twee vormen konden aannemen: dominante en recessieve staten. De latere populatiegenetici stelden in de beginfase, in navolging van Mendel, dat een gen slechts twee verschijningsvormen had: het kon bestaan uit homozygote allelen of heterozygote allelen, wat drie mogelijke combinaties geeft: twee dominante, twee recessieve of één dominant en één recessief allel. Naarmate hun onderzoek vorderde, constateerden de populatiegenetici dat één eigenschap het gevolg kon zijn van meer dan twee allelen en ook meer dan één gen. Toen

daarna de genetische code ontcijferd werd en bleek dat genen waren opgebouwd uit nucleotiden, waarbij drie nucleotiden coderen voor een aminozuur en verschillende aminozuren samen leiden tot een proteïne, wist men dat termen als dominante en recessieve genen, enzovoort slechts abstracties zijn van een veel ingewikkelder proces. Een gen codeert hooguit voor een proteïne, niet voor eigenschappen en er zijn ook processen waar allelen co-dominant kunnen zijn of incompleet dominant (waarbij respectievelijk beide allelen tot uiting komen of hoe meer allelen aanwezig zijn, hoe sterker een bepaalde eigenschap tot uiting komt).

Wat Schwartz bedoelt als hij stelt dat ook homeogenen een mendeliaans patroon van erfelijkheid moeten ondergaan is het volgende: wanneer een zygote gevormd wordt dan is dit het resultaat van de celfusie van bijvoorbeeld spermatozoïde en eicel, die elk 23 chromosomen dragen en bij bevruchting de 46 chromosomen, kenmerkend voor onze soort, tot gevolg hebben. De chromosomen van beide ouders zijn homoloog, maar de genen op de chromosomen⁴⁷ kunnen variëren, dominant of recessief zijn. Door de bevruchting en dus de vereniging van de chromosomen van beide ouders worden, in het simpelste geval, twee allelen van een gen gerecombineerd. Mutatie betekent volgens de klassieke interpretatie een verandering in één van deze genen, door bijvoorbeeld een puntmutatie.

Doorgetrokken naar homeogenen, kan het bijvoorbeeld het geval zijn dat een homeogen een puntmutatie onderging, waardoor een nucleotidebase vervangen wordt. Geplaatst naast het allel van de andere ouder, kan het zijn dat deze puntmutatie geen invloed heeft, omdat het gemaskeerd wordt door het niet -gemuteerde gen. Als de mutatie in het homeogen dominant is echter, of op lange termijn dominant zou worden, zou deze ineens tot nieuwe soorten kunnen leiden omdat dit homeogen een sneeuwbaaleffect kan hebben op de activatie en werking van andere genen.

Maar we hebben ook gezien dat een homeogen kan muteren in de zin dat het een verandering in (in)activatie ondergaat, duur of plaats van werken, zonder dat het daarbij noodzakelijk is dat een puntmutatie zich voordoet. Meer zelfs: doorheen de geschiedenis zien we, zoals we met Gehring reeds opmerkten, dat mutaties die zich voltrekken op deze manier, zeer weinig voorkomen en haast niet 'getolereerd' worden. De mutatie wat betreft duur, activatie of plaats van werken van een homeogen, hoeft zich niet noodzakelijk voor te doen in de seksellen om tot een verschillend bouwplan te leiden in een *individu*: externe omgevingsfactoren kunnen eveneens leiden tot een anders werken en anders geactiveerd zijn van homeogenen, zoals bijvoorbeeld de processen van paedomorfose en neotenie aantonen.

Of men in dergelijke gevallen nog steeds over een mendeliaanse erfelijkheid kan spreken, is een vraag die ik ter beantwoording nalaat aan de experts. Kenmerkend aan homeogenen is juist dat ze zelf bijna geen puntmutaties ondergaan, dus bij de vereniging van beide seksellen tot een zygote, krijgt een kind vaak hetzelfde homeotisch gen als datgene dat de ouders dragen. Homeogenen muteren zeer zelden en zijn derhalve in zekere zin haast bijna uitsluitend dominant. Wat wel het geval moet zijn om mutaties in homeogenen binnen een *populatie* te verspreiden is een *fixatie* van de mutatie (neotenie en paedomorfose moet bijvoorbeeld onherroepelijk zijn). Homeogenen kunnen elkaar en structurele genen in zekere zin maskeren of domineren, dit wil zeggen hun werking inhiberen of bevorderen, maar de

vraag die hieromtrent gesteld moet worden is of er sprake kan zijn van een maskeren of domineren van de werking van homeogenen op zich, zoals het geval bij de hypothetische, abstracte allelen. Maar zoals gezegd, is dit een vraag voor de experts ter zake. Zeker is, dat het bestaande mutatieconcept herbekeken moet worden.

7.2. Decimatie

Met de homeogenen vonden we een antwoord op Goulds eerste vraag, maar hij had nog een tweede. Waarom is er na de Cambrische explosie (de vroegere experimentatie) een decimatie (de latere standaardisatie) in de lichaamsplannen waar te nemen, gepaard gaand met een toename van diversificatie van soorten binnen die overgebleven bouwplannen? Verouderen genetische systemen, kennen ze een richting in de tijd? Deze vraag beantwoordt Schwartz eveneens, hoewel hij, mijn inziens, hier zelf niet van op de hoogte is.

Schwartz stelt, in navolging van de populatiegenetici, dat een mutatie, of deze zich nu voordoet bij structurele of regulatieve genen, ontstaat in de recessieve staat. Hier is het geen onderwerp van selectie omdat selectie zich afspeelt op het niveau van de wild type, het zichtbare individu: het fenotype. Schwartz:

“Another aspect of the model I am suggesting is that it demonstrates how a mutation involving the expression of homeobox genes can produce a morphological, physiological, or behavioural novelty that would emerge in a *full-blown and viable state*. [...] Given the potential of homeobox genes to be *fully* rather than partially expressed, we can appreciate why “missing links” are so elusive in the fossil record. They probably did not exist. The lack of transitional evolutionary stages between adult invertebrates and chordates [...] is a case in point.” (Schwartz, 1999: 369, m.c.)

Zodra een recessieve eigenschap converteert naar de dominante en zich uit in een populatie, uit deze mutatie zich dan ook ineens en volledig.

In het eerste deel van dit hoofdstuk stelden we ons reeds de vraag of een dergelijke mendeliaanse interpretatie van toepassing is op homeogenen. Het is echter niet noodzakelijk om aan te nemen dat dit het geval is, als we wel aanvaarden dat homeogenen, eens ze een mutatie ondergaan in duur, lengte of plaats van activatie, zich in hun volledigheid uiten. Dergelijke mutaties van homeogenen kunnen zich namelijk ook voltrekken tijdens de ontogenese (de ontwikkeling van een individu), zoals we zagen bij de processen van paedomorfose en neotenie.

Door de evolutie van soorten (fylogenese) vinden we geen intermediären tussen soorten, integendeel: er zijn grote hiaten tussen soorten en een nieuwe soort verschilt vaak zeer sterk van een vorige, in morfologie en andere eigenschappen. Deze nieuwe bouwplannen en eigenschappen lijken steeds ineens te ontstaan, in hun meest volledige vorm.

“The idea of a *hierarchy of cellular and structural differentiation* that proceeds from the general to the specific had been proposed first by the eighteenth-century German

embryologist Caspar Friedrich Wolff. Since then, the reality of such a hierarchical arrangement of *increasingly restricted cell function* has been steadily documented.” (Schwartz, 1999: 351,m.c.)

Zowel in de fylogenese als in de ontogenese kunnen we, zo merkt Schwartz op, een hiërarchie van cellulaire en structurele differentiatie waarnemen, waarbij er een toename is in celspecificatie naarmate we verder in de tijd gaan. Er is een *toename van beperkte celfunctie*. En niet alleen is er een toename van beperking van celfunctie. Algemeen is het zo dat een nieuwheid ontstaat in zijn *volledigheid*, dit wil zeggen: in zijn *volledige expressie*, gevolgd door een *structurele reductie na de introductie van die nieuwe eigenschap*. Schwartz:

“With regard to footedness in general among subgroups of tetrapods, the picture of change has been one of structural reduction after the novelty is introduced in its fully expressed state.” (Ibid.: 370)

Bijvoorbeeld wat betreft dinosauriërs, in de loop van deze hun evolutie was er een reductie in het aantal en de lengte van hun beenderen. Zoogdieren zoals varkens en herten kennen diezelfde reductie. Bij de benen van paarden blijven slechts één been en één teen over [zie figuur 25].

Een soortgelijke structurele reductie heeft zich evolutionair voltrokken wat betreft de tanden: haaien vernieuwen hun tanden hun leven lang, reptielen en vissen, kennen een meervoudige vernieuwing van tanden, mensen hebben twee reeksen tanden: melktanden en de andere en daarmee moeten we het doen. Vallen ze uit, er komen geen nieuwe meer in de plaats. Vogels, dragen de genen die coderen voor proteïnen die tanden maken maar deze hebben er gewoonweg geen (Ibid.: 369-371).

“In general then, after a new, or mutant, interactive system of homeobox genes and their product established, *the lengths of time* during which the system is turned on and is interactive with other genes, and *the levels of the proteins they produce*, can be *reduced*.” (Ibid.: 371, m.c.)

Een mutatie ontwikkelt zich in de recessieve staat, waar het geen onderwerp is van selectie of ze doet zich voor tijdens de ontogenese van een individu. Als het zich uit, uit het zich derhalve meteen volledig. Achteraf is er een reductie van die volledigheid. Dit kan zorgen voor een enorm verschil van morfologie, maar is slechts het gevolg van een kleine mutatie. Zo is micromutatie het gevolg voor macro-evolutie, zonder dat de mutatie zelf groot moet zijn, wat Goldschmitt bijvoorbeeld dacht.

Schwartz benadrukt eveneens dat die mutatie slechts een verandering van samenwerking, een verlenging van of staken van activatie is van die homeoboxgenen, waardoor er verschillende proteïnesequenties ontstaan. Maar de homeoboxgenen zelf muteren daarbij niet. Een punt ook gemaakt door Gehring: homeoboxgenen muteren (begrepen als puntmutaties) zelf zeer

weinig, wat niet uitsluit dat hun onderlinge interactie niet kan veranderen. Er is enkel een ander interactiepatroon van reeds bestaande genen. Tijdens de replicatiefase van homeogenen kan het eveneens gebeuren dat een reeds gekopieerde sequentie nogmaals gekopieerd wordt en in de nieuwe sequentie wordt ingevoegd. Dergelijke duplicaties hebben zich bijvoorbeeld zeer vroeg in de evolutie van vertebraten voorgedaan. Adoutte stelde hieromtrent:

In this respect, the situation is not unlike the new perspective emerging on the phylogeny of eukaryotes as a whole [...].” (Adoutte et. Al, 2000: 4455, m.c.)

Zoals het bij Margulis de verschillende reeds bestaande bacteriën zijn die leiden tot eukaryoten, zo zijn het de verschillende reeds bestaande homeoboxgenen die leiden tot nieuwe soorten, omdat ze dupliceren of een ander onderling interactiepatroon aangaan. Nogmaals Adoutte:

“The [...] 70,000 genes of Vertebrates would then reflect the two massive duplication events that are thought to have occurred early in history. If such is the case, then, except for vertebrates, morphological innovation within the bilaterians would *not have relied so much on generation of new genes as on tinkering with an already existing array*. The new phylogeny thus reemphasizes the importance of evolution of developmental regulatory networks.” (Adoutte, 2000: 4456)

Wat betreft het *verouderen* van genetische systemen, lijkt het mij dat Schwartz onze vraag beantwoordt. Genetische systemen verouderen wel degelijk: genen ontstaan ineens in hun *‘fully- blown and viable state’* gevolgd door een structurele reductie. Er is een vermindering in het aantal tanden, het aantal beenderen, omdat, zodra een bepaalde werking van homeogenen zich uit in een soort, deze genen mogelijk muteren en onderwerp zijn van selectie.

7.2.1. Vijftiende these

Leven is niet in tegenspraak met de tweede wet van de thermodynamica: genetische systemen verouderen en kennen derhalve een richting in de tijd

We hebben meer dan eens gezien dat, sloganesk uitgedrukt, volgens de neo- en postneodarwinisten, hoewel organismen komen en gaan, genen in principe eeuwig blijven bestaan. Dit is de reden bijvoorbeeld waarom Williams natuurlijke selectie doortrekt op het niveau van het genotype, in tegenstelling tot de Moderne Synthese en Darwin die natuurlijke selectie begrepen als iets dat zich afspeelt op het niveau van het organisme. Dit is eveneens de reden waarom Dawkins zijn theorie van “zelfzuchtige genen” ontwikkelde: organismen zijn slechts tijdelijke “vehikels” voor haast “onsterfelijke” genen. Hoewel het merendeel van de genen verdwijnt met de dood van een individu, kan een deel van de genen van dit individu, via de voortplanting doorgegeven worden. Daarbij worden deze genen van de ouders gerepliceerd in de seksellen. Het zijn niet de oorspronkelijke genen die doorgegeven worden,

maar dit proces van replicatie zorgt ervoor dat genen in principe veel langer meegaan dan de organismen die hen dragen.

Via de vergelijkende sequentieanalyse kunnen we aantonen dat de meeste genen er reeds van in het begin bij waren. Bacteriën kennen ongeveer 3000 genen en wij hebben er ongeveer een 70 000. Die 70 000 genen echter zijn niet de novo ontstaan: ons genoom bestaat voornamelijk uit gedupliceerde genen (die reeds bestonden) en kleine puntmutaties van die genen die reeds bestonden. Vandaar dat onze achtste these stelde dat het gans andere zich niet meer voordoet, vanaf het ontstaan van leven is er slechts een voortgang van het soortgelijke.

Gould in zijn artikel (1987), schrijft hoe de tweede wet van de thermodynamica de richting van de tijd weergeeft en stelt dat zijn beeld van bottom-heaviness (de vroege experimentatie en latere standaardisatie) de richting aangeeft van het leven, wat betreft de tijd. Gould et al.:

“Physicists have maintained an interest in direction, if only (paradoxically) because so few of nature’s laws specify a temporal vector of results. Eddington dubbed *the second law of thermodynamics ‘time’s arrow’* because increasing entropy defines the major constraint that laws of physics and chemistry impose upon the unrolling of events in time.” (Gould et al., 1987: 1437) “No individual molecule can illustrate the thermodynamic law of entropy; but large populations give an unerring direction to time. No single clade can record the direction of evolutionary time by its asymmetry [bottom-heaviness], but the statistical properties of clade diversity diagrams may identify *life’s arrow*. The shape of what has been may tell us about the shape of things to come, or even about the temporal forms of organisation itself.” (Ibid.: 1441, m.c.)

De tweede wet van de thermodynamica stelt dat er in de evolutie van het universum een toename naar wanorde is. Simplistisch maar verstaanbaar gezegd: als je melk toevoegt aan een kop zwarte koffie, dan zal deze melk, ook zonder te roeren, uiteindelijk in heel de koffie verspreid worden en een heterogeen mengsel vormen. Dit heterogene mengsel is wanordelijker dan de eerste, meer ordelijke staat. Zodra je een bruin mengsel krijgt, kan je de melk nooit meer vanzelf uit de koffie halen (je kan het wel met een centrifuge), dus is het proces onherroepelijk. De ordelijke toestand is daarbij de meest onwaarschijnlijke: het kan maar in één vorm voorkomen (zwarte koffie), terwijl wanorde een veel meer waarschijnlijke toestand is, die zich op vele manieren kan voordoen (gaande van een wolkje melk tot koffie verkeerd). Hetzelfde met het universum: de ordelijke, minst waarschijnlijke toestand is de zogenaamde speldenkop van het begin. Sinds de big bang is er, ten gevolge van de tweede wet van de thermodynamica, een tendens naar wanorde die tevens gepaard gaat met een ongelooflijke toename in heterogeniteit, diversiteit en diversificatie.

Hetzelfde gebeurt bij de celdifferentiatie: uit die ene zygote ontstaan de meer dan 350 cellen die een individu vormen. Deze cel kan dus hypothetisch alle vormen aannemen. Zodra een cel een specifieke functie wordt toegekend, een cel wordt bijvoorbeeld een levercel, dan worden alle genen die niet zorgen voor een levercel inactief, waardoor een levercel bij

vernieuwing door mitose, enkel nog een levercel kan worden (behalve bij het proces van klonen, zie bijvoorbeeld Polk, 2002).

Bij een individu is ook de zygote de meest ordelijke en minst waarschijnlijke toestand waarin het voorkomt. Een ontwikkeld lichaam kan vele vormen aannemen, van kind naar bejaarde en volwassen individuen in het algemeen kennen een enorme heterogeniteit⁴⁸. Het proces ontogenese is derhalve niet in tegenspraak met de tweede wet van de thermodynamica: een individu en deze zijn genen verouderen in die zin dat zodra je nagels bijvoorbeeld neerwaarts groeien, ze nooit meer recht of rechtop zullen groeien, zoals bij andere individuen het geval kan zijn: de reden hiervoor is dat enkel die genen die coderen voor proteïnen die je nagels vormen, nog geactiveerd zijn. Individen onderling kunnen zich voortplanten en derhalve genetisch materiaal op een nieuwe manier combineren, maar dan begint het proces opnieuw, met aan het begin een ongedifferentieerde zygote.

Wat betreft de fylogenese is dit niet anders. Het lijkt mij, dat Schwartz aantoont, dat Gould zijn bottom-heaviness en de tweede wet van de thermodynamica eveneens hetzelfde zijn: de dispariteit van bouwplannen ontstaat ineens en de genen die actief zijn uit zich in hun meest volledige, ordelijke vorm. Deze genen kunnen daarna slechtst tenderen naar reductie van deze volledigheid en diversificatie, naar wanorde, ten gevolge van toevallige mutaties die ze ondergaan. Gould in zijn boek:

“Of course, life needed the external push of ecological opportunity, but its ability to respond may have marked a shared genetic heritage, now *dissipated*.” (Gould, 1989: 231-2, m.c.)

Er is inderdaad iets bij de Cambrische explosie aanwezig, dat nu *dissipated* is, namelijk *volledigheid* van het genetisch materiaal.

Margulis:

“Reactions of *dissipative structures* share certain traits with life and the chemical systems that evolved into life. But all chemical systems, dissipatively structured or not, only continue to operate and make more ordered matter for a short time. Then they fall apart.” Margulis, 1999: 100, m.c.)

Net zoals sneeuwmannen smelten en zich niet hervormen, komen er ook geen nieuwe homeogenen meer. Homeogenen kunnen puntmutaties ondergaan en verschillen in activiteit, maar volledig nieuwe homeogenen ontstaan niet meer. Dit kan zelfs een verklaring bieden voor extinctie.

“Life, with its complex order, does not violate the thermodynamic law of inexorable tendency toward disorder. Life always requires its specific source of high-quality energy. [...] But because cells grow and reproduce to form more cells like them, once life evolved the life chemistry never ceased. Cyclic life, if provided a continues source of energy and nutrients, will indefinitely make more of itself. Chemical

systems lack *selves*: they cannot make more *selves*. Life is a series of selves - organisms or cells. These must expend energy to continue to exist but they do so in unseparable connection to past life. Life has been, since inception and with no discontinuity, chemically connected to its past. [...] [L]ife is intrinsically a memory-storing system [...]" (Margulis, 1999: 101, m.o.)

Chemische systemen ontbreken *zelven*, ze kunnen niet meer *zelven* maken. Schwartz merkt eveneens op dat homeoboxgenen zelf niet meer ontstaan, ze kunnen zelf eveneens niet meer *zelven* maken. Mutaties hebben betrekking op een verlengen of verminderen van de activatie, op een andere manier van samenwerken of een andere manier van overlappen, of op een zich herhalen van een reeds bestaande sequentie door duplicatie, maar vernieuwen in de zin van een volledig nieuw homeoboxgen is niet meer gebeurd.

Zoals Margulis spreekt van symbiogenese: een samenwerken van reeds bestaande bacteriën, wat leidt tot soorten ("An idea that new species arise from symbiotic mergers among old ones ..."); en zoals Eigen spreekt van het samenvoegen van functioneel geoptimaliseerde reeds bestaande genen in hypercycli voor het maken van een genoom; zo spreekt Schwartz van reeds bestaande homeoboxgenen, die op een andere manier gaan samenwerken, voor nieuwe designs of soorten.

Schwartz zegt daarbij dat een nieuwigheid geuit wordt in zijn "*full blown and viable state*". Zodra de wild type er is, maakt het of meer van zichzelf, of verliest het de volledigheid, omdat het toevallige mutaties ondergaat. Er is een tendens naar wanorde, 'de boel valt uiteen'. Vandaar de "*increasingly restricted cell function*" in de ontogenese en *reductie*, zelfs *decimatie*, na de Cambrische explosie.

Het kan dus wel degelijk het geval zijn dat de genen hun functionele efficiëntie reeds bereikt hadden voor de integratie in een reusachtig genoom, zoals Eigen (1996: 30) stelt:

"This implies that the optimisation of individual genes must have taken place before the integration into a giant molecule, the genome."

Genen in een genoom kunnen zich niet optimaliseren, omdat onderlinge competitie hier niet wordt getolereerd. Als het genoom zich ontwikkelt, ontwikkelt het zich derhalve eens-en-voor-altijd. Er zijn geen alternatieven mogelijk. Juist omdat er geen alternatieven mogelijk zijn echter, kunnen er ook geen totaal nieuwe genen ontstaan. De bestaande genen die samen het genoom vormen kunnen slechts muteren of verschillende onderlinge reacties aangaan.

Daarbij kan men nog steeds Margulis' tweede stap en Dysons eerste origine behouden, een bacterie kan het jasje geweest zijn, dat de genen optimaliseerde. Als deze genen zich geoptimaliseerd hadden, was er geen grote verandering en evolutie meer mogelijk op prokaryotisch niveau. Met de ontwikkeling van het genoom en de verticale doorgave van genetisch materiaal, eigen aan eukaryoten echter, slaagt leven erin steeds terug meer *zelven* te maken: zygoten die het hele verouderingsproces terug moeten doorlopen. Het hele evolutieproces werd hierdoor definitief verschoven van het niveau van het genoom en genfusies, naar het niveau van het fenotype en celfusies.

Organismen komen en gaan, maar door de onomkeerbare mutaties ten gevolge van de tweede wet van de thermodynamica, zullen ook genen ophouden te bestaan. Eens een gen actief is, kan het slechts onderwerp van mutatie, aftakeling en derhalve veroudering zijn, met als gevolg een reductie en restrictie van de eigenschappen.

De homeobox zelf is iets wat zeer weinig mutaties ondergaat, verschillend van de structurele genen. Ons genoom bestaat ook voor meer dan twee derde uit “JunkDNA”, DNA dat gerepliceerd wordt, maar niet codeert voor proteïnen en vermoed wordt dat dit JunkDNA, enerzijds, de afvalresten zijn, mutaties van genen die ooit codeerden voor proteïnen maar door de mutatie deze functie verloren, of anderzijds zelfs nooit gecodeerd hebben voor proteïnen.

Ook de gecompartmenteerde hypercyclus van Eigen dient in de context van homeogenen nogmaals herbekeken te worden. Er waren drie voorwaarden waaraan voldaan moest worden: (1) genen moeten in staat zijn hun informatie te behouden, (2) de genen die zich samenvoegen mogen niet in competitie zijn en (3) dit geheel moet in competitie zijn met andere zulke gehelen. Enkel gecompartmenteerde hypercycli voldoen aan deze drie voorwaarden. Een homeobox van genen lijkt perfect te voldoen aan deze drie voorwaarden. De homeobox kent namelijk eveneens een katalytische cyclus waarbij elke bouwsteen van de cyclus (elk gen) enerzijds instructies in zich draagt voor zijn eigen replicatie en anderzijds langs hun producten (hun proteïnen waar ze voor coderen) helpen bij de formatie van andere genen. Meer zelfs: de producten van deze genen: de proteïnen van deze genen, zijn in staat andere genen ja dan nee te activeren of uit te schakelen. Kenmerkend voor de deelnemende cycli van een hypercyclus is dat ze voldoen aan de selectiecriteria van de quasi-species, wat wil zeggen dat ze zichzelf kunnen instandhouden en relatief foutloos kopiëren. De cyclische koppeling leidt tevens tot coöperatie in plaats van competitie en een voordeligere toestand wordt onmiddellijk doorgegeven aan alle leden van een cyclus.

“A hypercycle can perform coupling, functional integration and growth regulation, but it cannot maximize the functional efficiency of its members and is therefore perpetually in danger of degeneration.” (Ibid.: 111, m.c.)

Ook de homeobox kan vergeleken worden met een hypercyclus, die zich eenmaal gevormd, slechts kan uitbreiden door duplicatie, maar het kan niet vervangen worden door een alternatief systeem.

“The result is a ‘once and for all’ decision; a system that has been selected can be improved, expanded, or rationalized, but it cannot easily be displaced by an alternative, competing system. This behaviour can no longer be called selection in the Darwinian sense.” (Ibid.: 110)

Wel kan het mutaties ondergaan, maar eveneens kenmerkend aan een hypercyclus is dat:

“The entire hypercycle participates, as a single unit, in the selection competition. Here the selection is much sharper than in the case of simple template-instructed

replication, because of the quadratic rate law governing the growth of hypercycles. ”
(Ibid.: 110, m.c.)

Vandaar dat de homeobox zo weinig mutaties ondergaat in de loop van de evolutie, maar ze komen desalniettemin voor, waardoor ook de homeobox, samen met ons genoom veroudert. In tegenstelling tot Eigen, ga ik niet Leibniz citeren en zeggen dat we leven in de best mogelijke wereld; dit heeft niet langer zin. Er is in zekere zin een reductie van efficiëntie in plaats van een verhoging, we verliezen de totaliteit en de flexibiliteit van in het begin, de experimentatie waar Gould het over heeft is verdwenen, evenals Schwartz’ “fully blown state”: de cel krijgt meer en meer een specifieke functie toegeëigend en de homeobox kan niet meer wild experimenteren.

Dit gaat in zekere zin gepaard met een toename van complexiteit, de cel die een meer specifieke functie krijgt, de differentiatie van soorten binnen de overgebleven bouwplannen, dit is in zekere zin complexer, maar dit is geen verbetering. Integendeel, het is het gevolg van een verlies van totaliteit: niet elke cel kan om het even wat meer worden eens een zygote zich begint te differentiëren en er hebben zich na de Cambrische explosie nooit nog nieuwe lichaamsplannen gevormd. De homeoboxgenen regelen wat een cel wordt en de homeoboxgenen verliezen hun oorspronkelijke staat: ze zijn onderhevig aan mutatie.

Er is een toename van complexiteit, ten gevolge van een afname in totaliteit, wat moeilijk een verbetering te noemen is. Vandaar dat de hogere niveaus waarvan zo lang sprake in de evolutietheorie, beter latere niveaus genoemd worden.

8. SYNOPSIS

Beste lezer, we hebben samen een lange en zware, evenwel uiterst fascinerende weg afgelegd. We begonnen dit werk met een meer wetenschappelijke uiteenzetting omtrent de omgeving waarin leven ontstond, gevolgd door het schetsen van drie definities van leven. In het tweede deel keerden we terug tot Darwin en Mendel en onderzochten we hoe, met de oprichting van de Moderne Synthese, een nieuwe invulling werd gegeven aan het evolutieconcept. In het derde deel zagen we hoe verdere ontwikkelingen ertoe leidden dat niet enkel het evolutieconcept maar ook het mechanisme van natuurlijke selectie, het adaptatie- en het mutatieconcept anders werden ingevuld en op een nieuwe manier werden geïnterpreteerd. Hieronder worden de belangrijkste punten evenals de 15 thesen nogmaals bondig opgesomd.

8.1. De feiten

Evolutie is een fenomeen, een feit, dit laat geen twijfel.

Levende organismen komen voor in twee grote vormen: er zijn de prokaryoten en de eukaryoten. Eukaryoten ontwikkelden zich uit prokaryoten, dus wordt de vraag naar de oorsprong van leven gelijk aan de vraag naar de oorsprong van de drie elementen van een prokaryotische cel: de cel zelf met haar membraanstructuur, de genen en de proteïnen. Alle vandaag aanwezige proteïnen in een cel worden gecodeerd door de genen aanwezig in zo'n cel en elk replicatieproces van genetisch materiaal en elke codering van aminozuren door genen voltrekken zich steeds binnenin een celwand.

De Miller-Urey experimenten tonen aan dat aminozuren, zowel links- als rechtshandige, naast vetzuren en suikers, waarschijnlijk reeds zeer vroeg de primitieve aarde bewoonden en deze organische elementen komen ook voor in de ruimte, in stofwolken en mogelijk zelfs op andere planeten. Alle meteorieten bevatten steeds glycine en alanine. Eén van de grootste problemen die zich hier stelt is het besproken zuurstofprobleem.

De aanwezigheid van nucleïnezuur echter blijft een raadsel. Men is experimenteel in staat onder "prebiotische" condities bepaalde elementen aanwezig in nucleïnezuur te vormen en alle nucleotidebasen op Cytosine na, zijn te vinden in meteorieten. Het bestaan van een naakte RNA-wereld echter, waar een autokatalytische (r of t)RNA-molecule ontstond, in staat zichzelf te behouden, zichzelf te repliceren en ook in staat in z'n eentje het vertaalapparaat voor de codering van proteïnen te ontwikkelen blijft slechts een vooronderstelling. De Orgel en Eigen experimenten geven slechts gematigde resultaten, men slaagt er nog steeds niet in een volledige zelfreplicatie van een genenstreng te bewerkstelligen en ook laboratorium herwerkte ribozymen kunnen slechts deelaspecten van de processen uitvoeren. Als de RNA-wereld bestond, is het belangrijkste probleem waarmee deze wereld af te rekenen kreeg, het temperatuurprobleem.

Hoe het eerste leven er gekomen is, weten we dus nog altijd niet. Zeker is dat leven zo'n 3 500 miljoen jaar geleden ontstaan is en dat wij en alle andere vandaag levende organismen afstammelingen zijn van die Last Common Ancestor. Vergelijkend genenonderzoek, maar

ook vergelijkend proteïneonderzoek tonen dit aan. We delen allemaal dezelfde genetische code en dezelfde metabolische processen eigen aan onze cellen. In het genoom van zowat alle eukaryotische organismen bevindt zich ook een homeobox van genen: een cluster van regulatieve genen die langs de proteïnen waarvoor ze coderen in staat zijn andere genen, zowel regulatief als structureel van aard te activeren en uit te schakelen en deze homeobox staat op deze manier in voor de grote morfologische verschijningsvormen van de zo diverse organismen. Deze homeogenen zijn niet analoog, maar homoloog ontstaan.

Algemeen wordt eveneens aanvaard dat de cellichaampjes van de eukaryotische cellen zich ontwikkelden langs Margulis' symbiogenese: vroegere prokaryoten en protisten zijn in elkaar gekropen en deden de mitochondria en plastiden ontstaan. Deze theorie maakt *geen* deel uit van de Moderne Synthese. Dat ook het genoom zich op deze manier ontwikkelde blijft voor heel wat controversen zorgen.

De meest aanvaarde theorie wat betreft de oorsprong van het genoom is die van Eigen. Deze verschilt echter van het neodarwinistische paradigma omdat hij natuurlijke selectie niet begrijpt als iets dat zich voordoet op het niveau van het fenotype, maar hij het selectieprincipe doortrekt tot op moleculair niveau. Wat betreft de oorsprong van leven en het genoom wordt de naakte RNA-hypothese als de meest plausibele hypothese naar voren geschoven.

De *originevraag* echter maakt *geen* deel uit van de Moderne Synthese die werd opgericht tussen de jaren dertig en veertig van de vorige eeuw, waarbij de theorieën van Darwin en de erfelijkheidswetten van Mendel door de populatiegenetici met elkaar verzoend werden. Het natuurlijke selectieprincipe gehanteerd door deze populatiegenetici, speelt zich volgens deze slechts af op het niveau van de interactie tussen het fenotype en de omgeving. Ze verklaren niet het *fenomeen* leven, maar ze verklaren wel het *fenomeen* evolutie dat dit leven ondergaat en dit uitsluitend aan de hand van de *theorie* van natuurlijke selectie.

Daarbij speelt de functievraag, de wat- en de waarvoor-vraag een cruciale rol in hun verklaringen. Vandaar dat de nadruk wordt gelegd op adaptatie van een organisme aan de omgeving, waarbij natuurlijke selectie langs de omgeving de meest adaptieve organismen indirect selecteert doordat de minst adaptieve geëlimineerd worden nog voor ze zich konden voortplanten. Enkel adaptieve organismen kunnen daarom hun genetische variatie terug verspreiden in de populatie. Mutaties, die aan de basis liggen van genetische variatie, doen zich volgens het standaardparadigma willekeurig voor en natuurlijke selectie zorgt ervoor dat de adaptieve mutaties zich in de recessieve staat kunnen verspreiden. Deze recessieve staat uit zich uiteindelijk in het fenotype en als het organisme door deze mutatie betere fitnesswaarden heeft, zal het overleven. Evolutie is volgens deze theoretici een traag en gradueel proces waarbij door dergelijke minieme mutaties langs intermediären macro-evolutie (speciatie of extinctie) zich zal voltrekken. Ook crossing-over van chromosomen, het al dan niet aanwezig zijn van partnerherkenning, steriliteit en geografische barrières kunnen aan de basis liggen van speciatie.

Wat echter ook een feit is, is dat de paleontologie (zoals we zagen bij Gould en Eldredge) met haar fossielen geen intermediären kan aantonen waarbij soorten gradueel speciëren. Deze wetenschap maakt *geen* deel uit van de Moderne Synthese.

Door de evolutie van de theorievorming kunnen we een aantal belangrijke verschuivingen en herdefiniëringen van de basisconcepten opmerken. Darwin zelf stelde dat mutaties geen rol speelden in evolutie en was ook niet op de hoogte van de aanwezigheid van genetisch materiaal. Daarom dat hij zijn heil zocht in de theorie van directe adaptatie van Lamarck en de theorie van pangenesis die hij zelf ontwikkelde. Toen het genetisch materiaal ontdekt werd, werd gesteld dat willekeurige mutaties (mutaties) van dit genetisch materiaal aan de basis lagen van de introductie van nieuwe variatie die zich volgens Mendels erfelijkheidswetten kon verspreiden in een populatie waarna selectie zich zou voordoen.

Adaptatie bij Darwin betekende dat een organisme (een fenotype) door de eigenschappen die het bezat, in staat was toegang te verwerven tot de schaarse bronnen en kon overleven (de struggle for existence) en zich derhalve ook kon voortplanten. Later, te beginnen bij Fischer, was er een verschuiving naar fitness: een organisme dat zich omwille van de eigenschappen die het droeg zo veel mogelijk kon voortplanten, was adaptief aan de omgeving. Daarmee gepaard gaand zien we tevens een verschuiving van de nadruk die gelegd werd op het fenotype naar het genotype. Williams bijvoorbeeld definieert natuurlijke selectie als iets dat zich voordoet op het niveau van het genotype waarbij dat organisme dat ten gevolge van zijn genen (niet enkel de genen die tot uiting komen in het fenotype, maar ook die genen die dat niet doen: het gehele genotype) in staat is zich zoveel mogelijk voort te planten, met een maximale snelheid, waardoor dat organisme zijn genen zoveel mogelijk kan verspreiden, adaptief is. Ook Dawkins, met zijn theorie over zelfzuchtige genen en zijn nadruk op het genotype waarbij organismen slechts als vehikels kunnen begrepen worden voor deze kleine monstertjes, wijkt hierdoor af van de Moderne Synthese die evolutie ziet als iets wat zich afspeelt op het niveau van het fenotype en de omgeving. Met Williams en Dawkins lijken genen hun statuut van onsterfelijk bereikt te hebben: genen gaan veel langer mee dan organismen dat doen.

Ook de embryologie die de ontogenetische processen van individuen voor haar rekening neemt, maakt *geen* deel uit van de Synthese. Dat interne processen eveneens een rol spelen in evolutie en fylogenetische evoluties kunnen verklaren werd reeds in de negentiende eeuw geopperd door wetenschappers als de Beer en Garstang.

8.2. De theorieën

Tot zover de feiten. Nu gaan we nader in op de theorieën die het fenomeen leven, zijn oorsprong en zijn evolutie trachten te verklaren.

Op basis van het principe van uniformiteit wordt gesteld dat wat vandaag het geval is, ook vroeger het geval moet geweest zijn: als genen vandaag coderen voor aminozuren en derhalve proteïnen en metabolische processen in een cel, moet dit ook in de beginfase het geval geweest zijn. Vandaar dat de naakte RNA-hypothese stelt dat leven begon met genen, gevolgd door proteïnen die door deze gecodeerd werden en dit alles werd omringd door een membraan. Dit noemden we de genen-eerst theorie. Manfred Eigen behoort tot deze strekking die stelt dat leven natuurlijk geselecteerd werd in een RNA-wereld. Genen zijn voor deze noodzakelijk en tevens voldoende om iets als levend te benoemen.

Daartegenover staan de theorieën van cellen-eerst en/of proteïnen-eerst. Volgens spontane generationisten waren de omstandigheden waarin leven ontstonden op de primitieve aarde van dien aard dat er sprake kan zijn van een spontane generatie van leven in een oersoep, dat begon met aminozuren die uitgroeiden tot proteïnecellen en proteïnen. De omgekeerde sequentie, eerst proteïnen en dan pas proteïnecellen is eveneens mogelijk. Pas na deze ontwikkelingen kon het genetisch materiaal in dit eerste leven ontstaan. Belangrijkste verdediger die we hier bespraken was Freeman Dyson. We gingen nader in op de experimenten van Oparin en Fox en Dose, waarbij respectievelijk laboratoriums coacervaten bekomen werden uit reeds bestaand organisch materiaal en proteïnoïde microsferen die men laboratoriums bekomt uit monomeren die zeer waarschijnlijk de primitieve aarde bewoonden. Deze experimenten dienden in dit werk als inleiding op het eerste metabolische leven van Freeman Dyson. Dit metabolische leven was gebaseerd op proteïnecellen die zich konden reproduceren, maar niet repliceren omdat ze genetisch materiaal ontbraken. Dyson definieerde deze proteïnecellen reeds als levend, onze tweede definitie. Dyson toonde aan dat als leven ontstaat, onder de vorm waarop wij het nu kennen, ofwel beide functies (de metabolische en de replicatieve, ten gevolge van proteïnen en membranen en genen) van in het begin aanwezig moeten zijn, ofwel het noodzakelijk en logisch dwingend is dat leven zich een eerste keer ontwikkelde met proteïnecellen alleen, gevolgd door een tweede ontwikkeling: de formatie van genetisch materiaal *in* dit reeds bestaande leven. Dyson koos voor de tweede optie en verzoende hiermee Oparin en Eigen op een marguliaanse, symbiotische manier: RNA was de eerste symbiont van leven.

Dysons eerste leven kende een grote tolerantie van fouten en was niet onderhevig aan natuurlijke selectie, tot genetisch materiaal in dit leven ontstond. Dezelfde idee vinden we bij Kauffman die besproken werd als verdediger van de proteïnen-eerst strekking, hoewel beide theorieën niet sterk van elkaar verschillen. Ook Eigen definieerde natuurlijke selectie als iets dat zich slechts kan voordoen op het niveau van zelfreplicators, genen (de eerste vereiste van het als-dan principe dat natuurlijke selectie is). Het cruciale verschil tussen beide theorieën is dat bij spontane generatie niet elke molecule van in het begin een rigide en cruciale functie uitoefent, terwijl dit bij genetisch materiaal wel belangrijk is, zoniet ontstaat de foutencatastrofe.

Bij Margulis kwamen we tot een derde definitie van leven, de meest aanvaarde definitie binnen de biologie: leven begint vanaf de prokaryotische cel, waarbij zowel genen als proteïnen in een cel aanwezig zijn. Met Margulis zagen we eveneens, hoe in de evolutie de stap van pro- naar eukaryoten kon gemaakt worden: ten gevolge van symbiogenese: de incorporatie van bacteriën in andere bacteriën en protisten, waardoor volgens haar het genoom en de cellichaampjes van eukaryotische cellen ontstonden. Symbiogenese verklaart voor haar het ontstaan van de vier grote rijken: de protoctisten, de fungi, de dieren en de planten en het verklaart ook hoe soorten met een rigide individualiteit konden ontstaan. Hoewel verschillend van elkaar, werd aangetoond dat Eigens theorie van hypercycli en de eerste stap van haar SET, mogelijk verzoenbaar zijn.

In het tweede deel onderzochten we de oprichting van de Moderne Synthese op basis van de erfelijkheidswetten van Mendel en het selectieprincipe van Darwin. De evoluties die in de

theorievorming en gebruikte concepten op te merken zijn bespraken we net onder 8.1. Goldschmitt en de Beer haalden de Moderne Synthese niet omdat ze zich bezig hielden met embryonale processen die bij de oprichting nog onvoldoende gekend waren. Zo werd eveneens de paleontologie uit de Synthese geweerd omdat men dacht de hiaten nog te kunnen vullen.

Maar tijden veranderen. In het derde deel zagen we hoe Gould en Eldredges theorie van punctuated equilibrium stelt dat soorten vrij abrupt ontstaan afgewisseld door lange perioden van stasis en dat de hiaten zijn wat ze zijn: hiaten: er zijn geen intermediairen te vinden van de ene naar de andere soort. De iconografie van een omgekeerde kerstboom is volgens Gould dan ook geen goede representatie van wat er zich werkelijk in de evolutie afspeelt. Integendeel: er is veeleer een patroon van maximale vroege breedte gevolgd door een reductie, zelfs decimatie waar te nemen in die breedte, gevolgd door een stagnatie, een symmetrisch voortgaan van wat de reductie overleeft. Dit patroon uit zich in verschillende tijdsschalen maar het uit zich vooral bij de Cambrische explosie. De grote fylogenetische takken ontstaan ineens, alsof uit het niets, waarna er een decimatie in deze fylogenetische takken is, gevolgd door een toename in diversiteit van soorten binnen de overgebleven designs.

Met Gould stelden we ons daarom twee vragen: wat is de oorzaak van de dispariteit en wat is de oorzaak van de decimatie? Gepaard hiermee gingen de vragen of genetische systemen kunnen verouderen en/of er sprake was van homologie of analogie wat betreft het ontstaan van de bouwplannen.

Het antwoord vonden we bij de homeogenen die we met Schwartz bespraken en waar we nader op ingaan bij de herhaling van de thesen.

8.3. De thesen

We sommen de thesen eerst even op alvorens ze nogmaals bondig te bespreken. De interrelatie en nauwe verbondenheid van deze thesen zal nu vooral duidelijk worden.

- (1) Naast een gencentrisch reductionistisch perspectief is er nood aan een holistisch perspectief.*
- (2) De oorsprong van leven verschilt van de verdere evolutie van leven.*
- (3) Evolutie verschilt van natuurlijke selectie.*
- (4) (a) Het bestaande leven is niet gericht op adaptatie, maar op zelfbehoud; (b) Natuurlijke selectie leidt niet tot adaptatie, maar tot zelfbehoud.*
- (5) Leven is conservatief.*
- (6) Als evolutie zich voordoet onder de vorm van natuurlijke selectie, dan doet het zich enkel en alleen op het niveau van individuele replicators voor, mits aan een aantal welbepaalde voorwaarden werd voldaan.*
- (7) Evolutie is niet inherent aan een systeem.*
- (8) Vanaf het ontstaan van genen is er enkel een voortgang van het soortgelijke, het gans andere kan zich onmogelijk ontwikkelen.*
- (9) Genen bereikten hun functionele optimalisatie voor ze gekoppeld werden in een genoom.*
- (10) Het neodarwinistisch paradigma heeft een aristotelische ondertoon.*
 - (a) De aristotelische wat-vraag maakt het noodzakelijk een definitie te geven van de essentiële eigenschappen van leven, wat leidt tot een reïficatie van deze eigenschappen.*
 - (b) De essentialistische en teleologische wat-vraag kunnen we beter vervangen door de (vanaf-)wanneer-vraag.*
 - (c) De wat-vraag impliceert een denken in termen van potentialiteit, dat tot uiting komt in het adaptatieconcept dat we beter kunnen vervangen door een contextbegrip.*
- (11) Ook ontogenetische, interne processen zijn belangrijk om evolutie te begrijpen.*
- (12) Een organisme is niet louter een passief element dat evolutie ondergaat.*
- (13) (a) Micro-evolutie verschilt van macro-evolutie. (b) Evolutie is niet noodzakelijk een gradueel proces.*
- (14) Het mutatieconcept moet herdacht worden.*
- (15) Leven is niet in tegenspraak met de tweede wet van de thermodynamica: genetische systemen verouderen en kennen derhalve een richting in de tijd.*

(1) De Moderne Synthese reduceert evolutie tot natuurlijke selectie en het standaardparadigma wat betreft de originevraag, reduceert leven tot genen. Wat betreft de oorsprong van leven wordt aan de hand van het principe van uniformiteit gesteld dat leven begon met genetisch materiaal, van waaruit alle overige processen zich ontwikkelden. Het enige wat vereist wordt is dat genetisch materiaal van in het begin optimaal functioneert, waardoor vanaf het ontstaan van leven alles volgens rigide patronen kan verlopen. De ontwikkeling van zo'n foutenintolerant informatiesysteem is niet evident, maar als het zich ontwikkelt, dan is zo'n systeem zeer stabiel en moeilijk stuk te krijgen waardoor alle verdere evolutie afhankelijk wordt van dit systeem.

Met Dyson en de overige spontane generationisten echter weten we dat leven ook kan ontstaan en bestaan, zonder dat genetisch materiaal noodzakelijk deel uitmaakt van dat leven en zonder dat natuurlijke selectie deze processen van spontane zelforganisatie, selectiviteit van de grens, spontane reproductie en neutrale evolutie stuurt. Meer zelfs, gegeven de huidige celcyclus die voornamelijk bestaat uit metabolische processen, kunnen we een fase in de ontwikkeling van leven vooronderstellen, waar noch natuurlijke selectie, noch genetisch materiaal een deel hebben, maar er autokatalytische netwerken en/of proteïne-cellen ontwikkelden die volgens andere evolutiemechanismen functioneren, zoals bijvoorbeeld neutrale evolutie meer van toepassing is op Dysons eerste leven.

In tegenstelling tot naakte RNA-hypothetici die stellen dat leven simpel begon en evolueerde naar steeds complexere systemen, stellen spontane generationisten dat leven van in het begin gericht is op het bereiken van interne homeostase, een zeer complex proces dat makkelijker gehaald wordt wanneer verschillende en gevarieerde componenten samenwerken, dan wanneer één rigide systeem alles dirigeert. Genen zijn foutenintolerant, terwijl het eerste leven, juist omwille van zijn complexe structuur, meer foutentolerant is.

Maar ook wat betreft de verdere evolutie van leven is een tendens waarneembaar binnen de wetenschappen naar een steeds grotere reductie van leven tot zijn genen en dan voornamelijk de genen van de nucleus. Bij Margulis zagen we echter dat er ook genen aanwezig zijn in de cellichaampjes van eukaryotische cellen die een rol spelen in de erfelijkheid op een non-mendeliaanse manier. Mitochondria en chloroplasten worden enkel via de moeder geërfd.

Leven kan niet gereduceerd worden tot één alles overkoepelend en alles sturend mechanisme, noch tot één element, zoals bijvoorbeeld genen of ook alleen maar proteïnen of membranen. Leven is ook niet uitsluitend te verklaren aan de hand van natuurlijke selectie waarbij eerst het geheel benoemd wordt en daarna op zoek wordt gegaan naar de functies en doelen van de delen.

Ook organismen zijn niet te reduceren tot hun "blauwdruk", we zijn niet uitsluitend vehikels voor zelfzuchtige genen, gericht op maximale reproductie waardoor we onze genen zo veel mogelijk kunnen en zullen doorgeven. Genen coderen hooguit voor proteïnen (terwijl ongeveer 80% van ons DNA dit niet doet, het Junk DNA), ze dragen inherent geen eigenschappen. Schrödinger merkte reeds op dat de locus, de plaats waar genen zich op chromosomen bevinden, niet zozeer zorgt voor eigenschappen of dat genen dragers zijn van

eigenschappen, genen zorgen voor het verschil. Een stelling dat slechts bevestigd kan worden, als we ons de homeogenen herinneren. Dezelfde genen zorgen voor de zo verschillende morfologische vormen tussen de verschillende organismen van de eukaryotische rijken. Genen dragen in zich geen inherente, statische eigenschappen, maar zorgen voor de verschillen in eigenschappen ten gevolge van een verschillend interactiepatroon dat ze onderling aangaan.

Organismen zullen ook vallen ten gevolge van de werking van de zwaartekracht, zelfs al zijn er geen genen die dirigeren dat ze dat moeten doen. Een organisme wordt intern niet slechts ontvouwd, terwijl het extern al dan niet wordt geselecteerd. De interne processen van zelfbehoud houden niet op met de ontwikkeling van een genetisch apparaat, ze worden er wel deels door versterkt, juist door deze hun intolerantie tegenover verschuivingen in een bestaand evenwicht. Maar genen kunnen niet alle metabolische processen van een cel determineren, de zelforganisatie van prionen toonde dit aan.

Leven evolueert niet van simpel naar complex. Alle organismen die vandaag leven zijn evenveel geëvolueerd, er is geen hoger en geen lager. Ook de decimatie die zich voordeed na de Cambriëse explosie, koos niet tussen simpele en complexe, aangepaste en minder aangepaste individuen. Diegenen die er in slaagden de reductie te overleven, hadden gewoon geluk en als we het allemaal nog eens over zouden doen, zouden we volgens Gould zeer waarschijnlijk andere winnaars zien die de loterij wonnen.

Daarom is er nood aan een holistisch perspectief dat alle processen van een cel, de gehele cel en het geheel organisme in al zijn facetten belicht en het de waarde geeft die het verdient, want alle processen zijn even belangrijk. Met Dyson stelden we dat er twee perspectieven zijn die in acht genomen dienen te worden: homeostase en replicatie, diversiteit en uniformiteit, de flexibiliteit van een cel en de tirannie van het gen, de fouten toegelaten door het geheel en de precisie van de delen.

(2) (3) De oorsprong van leven is dus niet te reduceren tot de ontwikkeling van een genetisch apparaat, noch tot het mechanisme van natuurlijke selectie. De oorsprong van leven *verschilt* ook van de verdere evolutie van leven, net zoals evolutie ook *geen* synoniem is voor natuurlijke selectie en leven *niet* noodzakelijk evolueert.

Het principe van uniformiteit, vaak gehanteerd bij de originevraag, is niet geldig: daar waren Dyson en Eigen het over eens. Spontane generationisten karakteriseren de oorsprong van leven als een fasetransitie van wanorde naar orde; willekeurige moleculen worden spontaan samengebracht tot netwerken, waarbij enkel de meerderheid van moleculen samen actief moeten zijn, wat enerzijds ervoor zorgt dat niet elke component een cruciale functie heeft, anderzijds tot gevolg heeft dat een grotere flexibiliteit en foutentolerantie het systeem kenmerkt. De moleculaire evolutie die aan leven voorafgaat (of men dit al dan niet zelf als levend benoemt) is niet onderhevig aan natuurlijke selectie, maar kent andere evolutiemechanismen (spontane zelforganisatie, interne zelforganisatie, selectiviteit van de grens, neutrale evolutie). Deze selectieprocessen verschillen van natuurlijke selectie omdat het veelal gaat over interne processen, die zich voltrekken los van een omgeving.

Niet *met* het ontstaan van leven, maar pas met het zich *definitief vestigen* van leven, met genetisch materiaal en proteïnen omringd door een membraan, kon evolutie onder de vorm van natuurlijke selectie, zich voordoen, naast andere evolutiemechanismen. Evolutie kan pas ontstaan eens leven bestaat. Kauffmans stelling is hier eveneens van toepassing: leven en evolutie van leven bestaat uit twee processen, eerst is er sprake van spontane orde, een orde die dan pas onderwerp wordt van natuurlijke selectie.

Met het ontstaan van genetisch materiaal en derhalve natuurlijke selectie, wordt aan de flexibiliteit en foutentolerantie van dit epicuristische systeem een halt toegeroepen en komen stoïcijnen op de proppen, waardoor het eerste leven definitief veranderde en andere evolutieprocessen onderging.

Zelfs als men aanhanger is van de naakte RNA-hypothese, is het principe van uniformiteit niet geldig. Natuurlijke selectie speelt zich af op het niveau van individuele genen (volgens Eigen het eerste leven) en alleen hier, het mechanisme valt niet te veralgemenen naar meercellige organismen, met genoom en een verschil in fenotype. Ook bij hem verschilt de oorsprong van leven van de verdere evolutie van leven. De overgang naar een genoom was een eens-voor-altijd-selectie, een onomkeerbaar proces dat er kwam door gecompartmenteerde hypercycli, wat verschilt van natuurlijke selectie. Natuurlijke selectie kan in een bepaalde omgeving een bepaalde groep organismen de voorkeur geven, terwijl het in een andere omgeving een andere groep indirect selecteert.

Natuurlijke selectie kan pas ontstaan op het niveau van genetisch materiaal en volgens Eigen zelfs, verschillend van de Synthese, uitsluitend daar. Spontane generationisten wisten ons te vertellen, in navolging van de darwinisten strictu sensu (niet de neodarwinisten), dat natuurlijke selectie zich slechts kan voordoen op het niveau van de functies en derhalve op het niveau van een reeds bestaand organisme, met volgroeide organen of tot uiting komende eigenschappen die eventueel functies hebben. Selectie betekent selecteren tussen *bestaande* mogelijkheden. Dus moet leven reeds bestaan wil natuurlijke selectie er kunnen op inwerken, waardoor leven verschilt van evolutie en niet noodzakelijk, onontkoombaar en onophoudelijk evolueert naar steeds betere structuren. Leven wordt *genoodzaakt* te evolueren.

Een definiëring waar neodarwinisten later een loopje mee namen: selectie bleek plots te selecteren voor de functies zelf, in plaats van dat het zich op het niveau van de reeds bestaande eigenschappen voltrok. Natuurlijke selectie werd een *blinde horlogemaker*, die nog voor de existentie, de essentie reeds bepaalde en organismen naar de actualisering van deze essentie voerde. Nog voor een oog bestaat, zo vertelt Dawkins ons, wordt het reeds gemaakt met als doel te kunnen zien. Resultaat: stekeblind zorgt natuurlijke selectie ervoor dat we in de best mogelijke wereld leven, waar alle organismen optimaal aangepast zijn aan hun omgeving en zich met een maximale snelheid kunnen, zullen en willen (door hun genen) reproduceren.

Evolutie is ook geen synoniem voor natuurlijke selectie, ze werden in het verleden te vaak over dezelfde kam geschoren. Er zijn vele manieren waarop evolutie zich kan voordoen. Naast *spontane zelforganisatie*, *interne zelforganisatie*, *neutrale evolutie*, *eens-en-voor-altijd-selectie*, *coëxistentie*, is er ook *symbiogenese*, die aan de basis ligt van de evolutie van pro-

naar eukaryoten. Prokaryoten kennen *horizontale* evolutie: genen worden van individu tot individu doorgegeven, door contact, aanraking is voldoende, de genfusies. Eukaryoten recombineren hun genetisch materiaal van generatie op generatie, een *verticale* evolutievorm die gebruikmaakt van celfusies. *Ontogenetische processen*, de 56 celgeneraties die nodig zijn om van een zygote een individu te maken (en de miljarden celgeneraties die nodig zijn opdat een baby, via mitose (waardoor de cellen steeds weer vernieuwd worden), een volwassen individu wordt), kunnen eveneens een rol spelen in evolutie, zoals de besproken processen van *neotenie* en *paedomorfose* aantoonen.

(4) (6) (7) De vraag daarbij is wat de rol en het belang is van natuurlijke selectie: speelt het zich enkel af op het niveau van individuele genen, het genoom, tussen het fenotype en de omgeving, het genotype en de omgeving, tussen soorten ? Alle mogelijkheden zijn voorgesteld. Daarom dat één van de belangrijkste kritieken op het neodarwinistische paradigma is dat het alles en derhalve niets verklaart. Een probleem dat verholpen wordt door Eigen: natuurlijke selectie begint en eindigt bij zelfreplicators. Maar is natuurlijke selectie dan een blinde horlogemaker of een blinde horlogehersteller ?

De Moderne Synthese definieert adaptatie als aangepast zijn aan de omgeving en dit is kwantitatief meetbaar aan de hand van de hoeveelheid nakomelingen dat een organisme kan produceren, de fitness.

Daarbij mogen we niet vergeten dat de Moderne Synthese werd opgericht in een tijd dat het zaad niet verloren mocht gaan en seksueel contact volgens de toenmalige zeden enkel diende voor de voortplanting. Wij, als soort, zijn het hele jaar door seksueel toegankelijk en deels door de ontwikkeling van anticonceptiemiddelen wordt seks niet langer enkel begrepen als een middel om zich te reproduceren. Hierin zijn we niet de enige, bonobo's bijvoorbeeld gebruiken seks ook als een sociaal bindmiddel (zie bijvoorbeeld de Waal en Lanting, 1997).

Hoewel stilistisch onverantwoord omdat men in een synopsis geen nieuwe elementen mag introduceren, wil ik in deze samenvatting nog een nieuwe metafoor introduceren. De Moderne Synthese legt te sterk de nadruk op reproductie en kan derhalve, in plaats van de theorie van zelfzuchtige genen, of de theorie van adaptatie, beter gekarakteriseerd worden als de theorie van de "kweekmachines". Door de nadruk te leggen op de fitness en fitness te begrijpen als adaptief, komt het erop neer dat organismen vanwege hun genen, ernaar kunnen en zullen streven zich zoveel mogelijk voort te planten, met een maximale snelheid.

Beste lezer, hoeveel kinderen hebt U? Nee, ik vraag u niet naar uw seksuele activiteiten, ik vraag u naar de snelheid waarmee u uw genen terug in de genenpool gooit, langs de voortplanting. Bent U gericht op adaptatie, maximale fitness of op zelfbehoud ? Ikzelf bijvoorbeeld zou al minimum vijftien kinderen kunnen gebaard hebben, maar ben nog steeds kinderloos.

Toegegeven, wij mensen zijn, vanwege de verschillende functies die seks heeft, waarschijnlijk niet representatief. Maar die organismen waar men eventueel van kan zeggen dat ze wel representatief zijn, omdat seks zich enkel voordoet in de paartijd en dus gericht is

op reproductie, paren maar één maand op het jaar, die 11 andere maanden zoeken ze zichzelf te behouden .

Omdat de Moderne Synthese slechts focust op twee aspecten: de mutaties die zich kunnen voordoen in de seksellen en de volwassen individuen die al dan niet voordelige mutaties doorgeven langs de voortplanting, wordt de nadruk te sterk gelegd op de voortplanting, omdat dit uiteraard de drijvende kracht van evolutie is. Maar een organisme, dat ongelooflijk gevarieerd gedrag kan vertonen, doet aan veel meer dan enkel reproductie. En daarbij zijn een groot deel van de gedragingen direct of indirect gericht op zelfbehoud. Het ambigue hier is dat reproductie vaak een gevaar voor zelfbehoud betekent: er kunnen complicaties optreden tijdens de bevalling met de dood tot gevolg, een zwangere buik maakt vrouwen minder snel om bijvoorbeeld te vluchten en minder sportief om bijvoorbeeld voedsel te zoeken. Bij mannen onderling zijn er vaak gevechten om toegang te krijgen tot vrouwen, wat eveneens fataal kan zijn. En hoe men het ook draait of keert: met de opkomst van seks ontstaat de dood: kinderen zijn geen exacte nakomelingen van hun ouders, geen exacte kopieën, wat wel het geval is bij organismen die zich klonen, een punt zowel door Margulis als Eigen gemaakt. De dood, strictu sensu, ontstaat pas op eukaryotisch niveau.

Als we een tendens of richting in de evolutie kunnen waarnemen, dan is dit er één waar organismen steeds meer mechanismen ontwikkelen om zichzelf te behouden en dan is natuurlijke selectie veeleer een mechanisme dat aan de basis ligt van deze toename in zelfbehoud, dan dat het zorgt voor evolutie. Organismen raken niet meer en meer aangepast aan de omgeving, maar raken er meer en meer onafhankelijk van, ze kunnen zichzelf steeds beter behouden *ondanks* de omgeving.

Aangenomen dat leven begon met proteïneachtigen, die zwakke enzymatische activiteiten vertonen zoals Fox en Dose aantonen, kunnen deze autokatalytische netwerken vormen zoals Kauffman aantoonde, waarna deze proteïneachtige ook cellen kunnen vormen zoals de proteïnoïde microsferen. Deze cellen zorgen er enerzijds voor dat het geheel omringd wordt door een beschermende celwand, anderzijds dat de elementen dicht genoeg bij elkaar blijven en de interactie versterkt wordt. Hoewel deze proteïnoïde microsferen, het eerste metabolische leven van Dyson, deels interne selectiviteit kennen, zijn het heterotrofe organismen, die enerzijds afhankelijk zijn van de omgeving zowel voor voedsel als energie, anderzijds makkelijk volledig kunnen veranderen van inhoud door diezelfde omgeving.

Aangenomen dat genetisch materiaal zich hierin ontwikkelde, legde dit informatiesysteem dat eerste leven meer aan banden: enkel zij beslisten vanaf dan welke aminozuren werden aangemaakt en derhalve welke metabolische functies uitgevoerd kunnen worden. Met de integratie van genetisch materiaal echter is er ook de opkomst van autotrofe organismen: organismen die grotendeels zelf kunnen in staan voor energie en voedsel. De oorspronkelijke zijswijze van het proteïneleven hield op te bestaan, maar vanaf de ontwikkeling van genetisch materiaal en later het genoom, zijn er geen totaal nieuwe nucleotidebasen geïntroduceerd, noch alternatieve genomen.

Het eerste leven ging er op achteruit: het hield deels op te bestaan, maar het leven zelf, bereikte hierdoor een grotere onafhankelijkheid van de omgeving. Denken we maar aan de

extremofielen, deze organismen houden het in de meest erbarmelijke omstandigheden uit, ze overleven ondanks de omgeving, omdat ze autotroof zijn. Het genetisch apparaat is veel minder foutentolerant dan het eerste leven. Deze toename in foutenintolerantie is ook waarneembaar bij de overgang van RNA dat slechts een enkele streng van genen vormt, terwijl de dubbele helix van DNA ook in staat is fouten te detecteren en te herstellen.

Dat het oorspronkelijke proteïneleven niet totaal vernietigd werd, maar een symbiose kon vormen met het genetisch apparaat, is in zekere zin een uiting van adaptatie, maar het is veeleer een uiting van de mogelijkheid tot gedeeltelijk zelfbehoud. Soms is aanpassing noodzakelijk om gedeeltelijk zelfbehoud mogelijk te maken.

Bestaand leven is daarbij steeds conservatief ingesteld. Antropomorf uitgedrukt maar, zou het een wil hebben, dan zou het epicuristisch leven niet gedetermineerd willen worden door stoïcijnen. Het genetisch apparaat zorgt voor een toename in onafhankelijkheid van de omgeving en dus zorgt het voor een grotere mogelijkheid tot zelfbehoud. Daarom dat Kauffman natuurlijke selectie karakteriseert als een proces dat een systeem naar de rand van wanorde brengt, maar iets meer in de geordende staat. Er is sprake van een overgang van het suprakritische (waar veel fouten toegelaten worden en een systeem ondanks kan functioneren) naar het subkritische (de ontwikkeling van genen die veel minder foutentolerant zijn).

Adaptatie wordt door de spontane generationisten gedefinieerd als een toename in zelfbehoud en een onafhankelijk worden van de omgeving, waardoor men kan stellen dat natuurlijke selectie(enkel toepasbaar op genen) niet zozeer leidt tot evolutie, dan wel tot zelfbehoud, het zorgt voor stabiliteit ondanks perturbaties van deze stabiliteit afkomstig van de omgeving.

Genen, stoïcijnen bij uitstek, zorgen niet zozeer voor evolutie, dan wel voor zelfbehoud. Mutaties zijn fouten, die zich toevallig voordoen en een bedreiging vormen voor dat zelfbehoud. Hoewel puntmutaties vandaag aan de basis liggen van evolutie, zijn het *fouten* die zich voordoen tijdens de replicatie van het genetisch materiaal, waardoor de oorspronkelijke molecule uit een sequentie verdwijnt en derhalve de poging tot zelfbehoud heeft gefaald.

Het is juist die idee die het uitgangspunt vormt bij Eigens theorie. Evolutie kan zich pas voordoen als de bestaande sequentie verdwijnt en vervangen wordt door een nieuwe sequentie die beter in staat is tot zelfbehoud en dit ook moet zijn wil het het bestaande systeem kunnen vervangen (Fischers dominance theory).

Natuurlijke selectie doet zich volgens Eigen enkel voor op het niveau van zelfreplicators (individuele genen, RNA, DNA, virussen en bacteriën). Deze kennen geen onderscheid tussen feno- en genotype. Daarom dat natuurlijke selectie enkel hier optimaal kan functioneren en niet te veralgemenen is naar de eukaryotische organismen. Natuurlijke selectie kan zich niet voordoen bij moleculaire evolutie, omdat er nog geen genen zijn en kan zich ook niet voordoen bij eukaryoten omdat hier sprake is van genetische recombinatie op het niveau van de cel.

Natuurlijke selectie is een fysische wet die zich slechtst voordoet als aan drie voorwaarden wordt voldaan: de aanwezigheid van zelfreplicators, die kunnen muteren en

metaboliseren. Wordt aan deze voorwaarden voldaan, dan zal natuurlijke selectie zich onvermijdelijk voordoen. Natuurlijke selectie karakteriseert hij tevens als het proces aan de basis van optimalisatie van functionele efficiëntie: een systeem zal zich ontwikkelen naar maximale optimalisatie: zelfreplicators die steeds beter in staat zijn zichzelf en de informatie die ze dragen foutloos te kopiëren. Natuurlijke selectie is volgens Eigen immers een proces dat met een grotere waarschijnlijkheid, meer adaptieve mutanten zal prefereren boven de wild type.

Er ontstaat een dominante sequentie, die het best in staat is zichzelf te behouden en te repliceren, de wild type. De wild type kan slechts zichzelf behouden en zichzelf foutloos kopiëren als zij niet muteert, waardoor natuurlijke selectie zich niet kan voordoen. Deze “utopische” toestand werd nooit bereikt. De wild type maakt fouten tijdens de replicatie, met als gevolg dat er quasi-species ontstaan. Het object van natuurlijke selectie is niet de stoïcijnse wild type, maar de anarchistische quasi-species. Als deze in staat zijn zich sneller te repliceren, terwijl het minder fouten toelaat dan de wild type, zal het de wild type vervangen. De nieuwe wild type zoekt zich slechts te behouden zoals zij er is, al van toen ze nog lid was van de quasi-species, zij zoekt zichzelf te behouden en zoveel mogelijk te verspreiden in de populatie.

Het systeem kan zich slechts optimaliseren als de wild type vervangen wordt, wat op zijn beurt impliceert dat de quasi-species die aan de basis liggen van evolutie, steeds betere varianten van de wild type moeten zijn, opdat natuurlijke selectie ze de voorkeur zou geven, wat op zijn beurt impliceert dat het steeds moeilijker wordt om de wild type te vervangen, wat wil zeggen dat het systeem steeds beter in staat is zichzelf te behouden. Dus zorgt natuurlijke selectie op lange termijn veeleer voor zelfbehoud dan voor evolutie.

Optimalisatie van genetisch materiaal is vandaag zelfs niet meer mogelijk. Eens een genoom gevormd werd, hield natuurlijke selectie op te bestaan, vanaf dan is er sprake van reproductie, celfusies en genetische recombinaties op verticaal niveau.

Evolutie is niet inherent aan een systeem, maar wordt van buitenaf opgedrongen aan een systeem. In tegenstelling tot de Moderne Synthese werd daarom gesteld dat niet de wild type het object was van evolutie - zij streefde naar zelfbehoud en heeft intern geen tendens of een eigenschap die verplicht dat zij tijdens het kopiëren fouten moet toelaten – maar de fouten afkomstig van de wild type, Eigens quasi-species of meer algemeen, mutaties.

Darwin en de populatiegenetici hanteerden niet Eigens definitie van natuurlijke selectie, ze begripen selectie als iets dat zich voordoet tussen het zichtbaar organisme en de omgeving. Fischer was de eerste die stelde dat natuurlijke selectie niet enkel selecteert op het zichtbare individu, maar dat het gehele genoom onderwerp is van selectie. Daardoor komen we weer tot hetzelfde thema: een mutatie ontstaat toevallig, in de recessieve staat, waar het geen onderwerp is van selectie. Om onderwerp van selectie te worden, moet het de dominante toestand worden en derhalve de wild type (de dominante toestand) verwerpen : de mutant moet het quasi-equilibrium van een systeem verwerpen.

Met de populatietheoretici wordt ook een onderscheid gemaakt tussen evolutie en natuurlijke selectie. Darwin wordt met Mendel verzoend. Darwins theorie verklaart hoe

organismen met voordelige eigenschappen door deze eigenschappen in staat zijn te overleven en toegang te verwerven tot de schaarse bronnen van de omgeving. Derhalve kunnen ze zich ook reproduceren, terwijl organismen met nadelige eigenschappen uitsterven. Hij gebruikte geen natuurlijke selectie, maar pangenesis en directe adaptatie om aan te tonen hoe individuele variatie ontstond. Mendel toonde aan hoe individuele variatie mogelijk was: eigenschappen kunnen naargelang de situatie tot uiting komen of gemaskeerd worden, maar hier voltrekt zich geen evolutie, er is slechts sprake van variatie op een reeds bestaand thema.

de Vries ontwikkelde daarom de idee dat mutaties in genetisch materiaal toevallig ontstonden en deze vormden de basis voor verdere evolutie. Als mutaties voordelig waren, zouden deze geselecteerd worden door natuurlijke selectie. Ook bij hem, net zoals bij Bateson, is natuurlijke selectie zelf niet verantwoordelijk voor evolutie. Ten eerste omdat de fundamentele mutatiesprong stochastisch is, ten tweede zorgt natuurlijke selectie slechts voor kleine variaties tussen soorten, terwijl evolutie discontinu is.

Met de wetten van Hardy en Weinberg werd aangetoond dat een mutatie niet noodzakelijk discontinuïteit impliceert. Een mutatie kan zich in de recessieve staat verspreiden en reeds in een paar generaties gehoorzamen aan de mendeliaanse wetten. Op lange termijn zorgde micromutatie daarom voor macro-evolutie (speciatie en extinctie).

Maar de jonge Morgan benadrukte eveneens dat “nothing succeeds like succes”. Selectie zorgt niet voor nieuwe dingen, maar voor het verspreiden van dat wat reeds bestaat en aangepast is. Morgan toonde met zijn fruitvliegen ook aan dat selectie niet ad infinitum kan doorgaan, maar dat men soms een muur bereikt, een plateau van selectie, waarbij men niet verder kan selecteren op de uitingvorm van een bepaalde eigenschap, hoewel de eigenschap zelf natuurlijk erfelijk blijft. Dit toonde ook aan dat selectie en evolutie zich niet constant voordoen, iets wat bestaat streeft naar zelfbehoud, evolutie voltrekt zich pas zodra een systeem, door bijvoorbeeld een veranderende omgeving, genoodzaakt wordt te evolueren.

Evolutie werd gelijk aan de introductie van nieuw materiaal: mutaties. Selectie selecteerde de voordelige en zorgde daarom voor een verschuiving in een bestaand patroon, hoewel selectie geen invloed heeft op het ontstaan van dat patroon.

Met de postneodarwinisten, voornamelijk Williams, wordt deze idee nogmaals verder doorgetrokken. Natuurlijke selectie is niet zozeer een blinde horlogemaker, zoals Williams leerling Dawkins stelt, dan wel een blinde horlogehersteller. Beide stellen dat natuurlijke selectie zich voordoet op het niveau van het genotype en dat de “levensduur” van een gen veel langer is dan de vehikels die ze dragen. Natuurlijke selectie zorgt bij Williams voor een verspreiden van reeds bestaande genen. Die genen die het de dragers van die genen mogelijk maken zich met een maximale snelheid te reproduceren, worden geselecteerd en verspreid binnen een populatie. Mutaties verstoren het evenwicht waar natuurlijke selectie voor zorgt. Als een mutatie echter voordelig is, zal natuurlijke selectie deze mutatie prefereren en derhalve een nieuwe stabiliteit vormen: deze mutatie zal ook behouden blijven en maximaal verspreid worden.

Maar natuurlijke selectie doet zich volgens Williams ook slechts voor op het niveau van genen, meer bepaald het genotype. Macro-evolutie verschilde voor Williams van micro-evolutie wat zoveel wil zeggen als individuele variatie.

(5) (7) Leven is een uiterst conservatief proces en evolutie is niet inherent aan een systeem, bestaand leven is niet gericht op evolutie.

Het conservatieve aspect van leven uit zich op vele manieren. Enerzijds zijn we biochemische musea: we conserveren letterlijk de verschillende fasetransities die zich hebben voorgedaan door de tijd heen. Daarom ook dat we via vergelijkend genenonderzoek en vergelijkend proteïneonderzoek, kunnen aantonen dat we teruggaan tot een Last Common Ancestor, dat de cellichaampjes oorspronkelijk bacteriën waren en dat de genen van de homeoboxen niet analoog, maar homoloog ontstaan zijn.

Anderzijds is leven zelf ook immens conservatief, in die zin dat het er stoïcijns op gericht is zichzelf te behouden. Evolutie komt van buitenaf. Bestaand leven is niet gericht op adaptatie maar op zelfbehoud. Het is pas wanneer dit zelfbehoud in het gedrang komt door elementen die geen deel uitmaken van dat systeem, dat een systeem gemotiveerd en uiteindelijk genoodzaakt wordt te evolueren. In het eerste leven ontwikkelde zich genetisch materiaal dat het eerste leven andere wetten kwam opdragen. De quasi-species kennen hun oorsprong ten gevolge van fouten die de wild type maakt tijdens het kopiëren, maar zodra ze bestaan maken ze geen deel uit van het systeem van de wild type en vervangen ze deze laatste als ze adaptiever blijken te zijn. De bacteriën worden opgegeten door andere bacteriën of meegesleurd door spirochetes, waardoor het zelfbehoud in het gedrang komt en ze zich genoodzaakt zien een symbiose te vormen met de parasieten. Mutaties maken oorspronkelijk geen deel uit van de mendeliaanse evenwichtstoestand tussen genen. Als een voordelige mutatie zich voordoet, zal natuurlijke selectie er echter voor zorgen dat zich een nieuwe stabiliteit vormt. Kortom, bestaand leven is niet gericht op evolutie en evolutie is derhalve niet inherent aan een systeem.

Door de evolutie van leven heen zien we eveneens een toename van mechanismen die helpen in dat zelfbehoud. Leven begon met heterotrofen die met de ontwikkeling van genen leidden tot autotrofen. DNA is minder foutentolerant dan RNA. Prokaryoten kennen een horizontale vorm van evolutie, waardoor ze tijdens hun leven nieuwe genen kunnen verwerven van andere bacteriën en derhalve hun identiteit verliezen. Dit is uiteraard beperkt, een cyanobacterie bijvoorbeeld zal nooit een thermoacidofiel worden, maar desalniettemin worden genen uitgewisseld. Met de overgang naar eukaryoten en een genoom ontstond pas een echte chromosomale identiteit. Volgens Margulis ontstond een rigide identiteit pas op dit niveau en is het soortconcept slechts van toepassing op eukaryoten.

(8) Leven is ook conservatief in die zin dat het steeds weer gebruik maakt van de reeds bestaande elementen en deze these hangt daarom samen met de these die stelt dat men slechts een voortgang kent van het soortgelijke, vanaf de ontwikkeling van genen heeft het gans andere zich niet meer voorgedaan.

Met de ontwikkeling van genen werd het eerste leven, of zo men wil, de moleculaire evolutie die aan leven voorafging, een halt toegeroepen. Genen, eenmaal deel van een cel, controleren de productie van aminozuren en derhalve de metabolische processen van een cel. Genen zijn veel meer controlerend en gezaghebbend dan het eerste op proteïneachtige gebaseerde leven. De foutentolerantie van autokatalytische moleculaire netwerken houdt op te bestaan, omdat veel fouten bij genen leiden tot een foutencatastrofe. Van dan af worden er enkel nog voor linkshandige aminozuren gecodeerd en houden dood en leven op symmetrisch te zijn. Er ontstaat een lineaire informatieketen van DNA langs RNA naar proteïnen, waardoor de oorspronkelijke zijswijze van het eerste leven ophield te bestaan. Een overgang die Kauffman duidt als de overgang van het suprakritische naar het subkritische.

Het genetisch apparaat legt beperkingen op aan de mogelijke veranderingen die leven kan ondergaan. We zien, zoals Fox en Dose opmerkten, een toenemend aantal beperkingen binnen in de cel, door de ontwikkeling van de genetische code evenals een afname in de mogelijkheid voor mutaties. DNA kan door zijn dubbele helix fouten detecteren en zelfs repareren.

Bij de overgang van RNA naar DNA werd één nieuwe nucleotidebase geïntroduceerd: Uracil wordt bij DNA vervangen door Thymine. Beide elementen koppelen zich aan Adenine terwijl Guanine zich koppelt aan Cytosine. De suikers (ribo- en deoxyribose) verschillen maar de manier waarop informatie gedragen wordt (de sequentie van nucleotiden), de manier waarop informatie gerepliceerd wordt en de manier waarop gecodeerd wordt voor de maximaal 20 aminozuren, is universeel voor alle organismen. Eens genen eventueel uit en in een oorspronkelijk op proteïne gebaseerd informatiesysteem evolueerden, is het bij dit genetisch informatiesysteem gebleven.

We vinden geen alternatieve informatiesystemen in de natuur, met alternatieve nucleotidebasen en alternatieve aminozuren. We vinden ook geen alternatieven op het genoom.

Natuurlijke selectie is een proces dat met grotere waarschijnlijkheid voordelige mutanten prefereert boven de wild type. Hieruit volgt dat het steeds moeilijker wordt om de wild type te vervangen, want de mutatie moet steeds beter zijn dan de wild type, wil natuurlijke selectie het de voorkeur geven. Zodra één quasi-species distributie echter aan de basis lag van een gecompartmenteerde hypercyclus en de ontwikkeling van het genoom tot gevolg had, werd aan dit optimalisatieproces een halt toegeroepen.

Een hypercyclus, een genoom, kan groeien en 'rationaliseren' zoals Eigen het noemde, maar dit systeem, eenmaal gevormd is moeilijk te vervangen of te vernietigen door andere soortgelijke systemen. Meer zelfs, selectie onder de vorm van natuurlijke selectie, houdt volgens Eigen op te bestaan, met het ontstaan van een genoom. Het enige wat de leden van een genoom kunnen doen naast groeien is muteren en derhalve deterioreren. Optimaliseren behoort niet meer tot de mogelijkheden: genen die deel uitmaken van een genoom kunnen moeilijk vernietigd worden en het genoom zelf moeilijk vervangen. Noch de genen, noch het genoom kunnen vervangen worden (deels door hun gedeeltelijke zelfreproductie).

Puntmutaties introduceren ook geen nieuwe elementen, een puntmutatie is een mutatie waarbij één nucleotidebase vervangen wordt door een andere, maar het gaat steeds om reeds gekende en bestaande nucleotidebasen. Er hebben zich nooit nog nieuwe nucleotidebasen ontwikkeld.

De stabiele structuur en de relatief getrouwe replicatie van het genetisch apparaat is de reden dat er zich niets gans anders voordoet. Er is een accumulatie van het soortgelijke, maar het gans andere heeft zich niet meer ontwikkeld, er zijn steeds gelijkenissen met het voorgaande terug te vinden. Het element memorie, dat we bij Margulis bespraken, is hier eveneens van toepassing.

Eukaryoten zijn niet gans anders dan prokaryoten, maar zijn opgebouwd uit wat eens op zich levende bacteriën waren. Vergelijkend genenonderzoek toont aan dat de genen in de organellen van een cel meer gelijkenissen vertonen met de genen van de bacteriën dan met de genen uit de nucleus. Maar ook in vorm en grootte lijken ze nog steeds op bacteriën. Een onderscheid maken tussen spirocheten die zich in een cel vastklampen of een staart, is vaak niet mogelijk, merkt Margulis op. Meiose is ontstaan als een opluchting na harde tijden waarbij cellen die mitose ondergingen niet meer in staat waren zich van elkaar los te koppelen.

De verdere evolutie van eukaryoten en soorten binnen deze eukaryoten, zijn morfologisch afhankelijk van de homeoboxgenen. Deze genen ondergaan zelf zeer weinig puntmutaties en doorheen de evolutie zien we niet zozeer een toename in nieuwe genen, dan wel een dupliceren van reeds bestaande, waardoor het genoom doorheen de evolutie steeds groter wordt. Een punt dat we herhaaldelijk benadrukten met Gehring, Schwartz en Adoutte. Evolutie is een 'tinkering' met reeds bestaande elementen.

(10) (11) (12) De tiende these stelt dat de Moderne Synthese zich baseert op een verouderd teleologisch en essentialistisch denken dat teruggaat tot Aristoteles. De wat-vraag maakt het voor de theoretici die zich bezig houden met de oorsprong van leven, noodzakelijk een definitie te geven van leven en derhalve de essentiële eigenschappen van leven op te sommen, waardoor deze worden gereïficeerd. De wat-vraag, zoals werd opgemerkt, kunnen we beter vervangen door een vanaf-wanneer-vraag, en het adaptatieconcept door een contextbegrip waardoor we van termen als potentialiteit en verbetering afraaken. De definitie van leven als iets dat een genetisch informatiesysteem in zich draagt, zorgt ervoor dat slechts twee fasen onderzocht worden: eventuele mutaties bij de seksellen en de voortplanting van volwassen individuen. Gevolg was, enerzijds, zoals de elfde these stelde dat interne zelfregulerende processen genegeerd werden, terwijl deze ook voor evolutie kunnen zorgen. Anderzijds, dat een organisme omdat het intern slechts ontvouwd wordt en alle selectie zich voordoet op het niveau van interactie tussen fenotype en omgeving, slechts als passief wordt begrepen, dat evolutie ondergaat door een actieve omgeving, de twaalfde these. Organismen kennen echter een meer dialectische, constructivistische relatie met hun omgeving en wat we een omgeving noemen, hangt af van wat we onderzoeken. Een levercel kan deel uitmaken van de omgeving van een andere levercel, of van bijvoorbeeld de pancreas. Een struik kan deel uitmaken van de omgeving van een vlinder, terwijl een boom naast die struik geen deel uitmaakt van de

door de vlinder geconstrueerde habitat. Er valt geen statische, eenduidige omgeving te reïficeren.

De drie gegeven definities van leven stellen steeds wat noodzakelijk en ook voldoende is om iets als levend te benoemen, wat met andere woorden essentieel is. Daarbij lijkt steeds iets nieuw te ontstaan: proteïnen, genen of membranen. Halen we deze elementen uiteen, dan komen we tot dode moleculen en atomen en vinden we nergens een nieuwe substantie. We moeten concluderen dat levende materie bestaat uit dode materie op een andere manier georganiseerd en gestructureerd. Kijken we naar een oog en ontleden we dat, dan komen we nergens tot een functie zien en er bestaat ook geen gen dat de inherente eigenschap in zich draagt dat de drager van dit gen kan zien. Wat bestaat is een gen dat in staat is 2 500 genen te activeren, waardoor een oog zich ontwikkelt. Het zijn grotendeels diezelfde genen die zorgen voor de ogen van vliegen, garnalen, mensen,

Schrödinger merkte reeds op - hoewel hij de wat-vraag stelde en eveneens opperde dat organismen met hun blauwdruk en bouwplan werken als mechanische klokken -dat genen niet zorgen voor een eigenschap (het idee van een 1-1 afbeelding tussen gen en eigenschap) maar dat ze zorgen voor het verschil.

De context waarin regulatieve genen gebracht worden, samen met hun pleiotropische effecten, zorgt ervoor dat eigenschappen emergeren. En het woord is emergeren, want de eigenschappen zijn niet inherent aan genen, genen dragen ze niet, ze brengen ze teweeg door de verschillende interacties die ze onderling aangaan. Zijn deze interacties er niet, dan zijn de eigenschappen er ook niet, niet inherent, noch potentieel.

Daarom dat we ons de vanaf-wanneer-vraag moeten stellen. De wat-vraag stelt een vraag naar de functie, de functie stelt een vraag naar het doel, het doel is een vraag die gericht wordt naar de toekomst. Daarom ontstaat de idee dat natuurlijke selectie creëert: het actualiseert dat wat in potentie aanwezig is.

Er is geen nood aan reïficatie van eigenschappen, noch is er nood aan termen als potentialiteit. Natuurlijke selectie bijvoorbeeld helpt bij Eigen de actualisering van de quasi-species en bij Fischer haalt natuurlijke selectie de mutaties in de recessieve staat uit de potentialiteit. Gevolg van dit soort denken is dat we leven in de best mogelijke wereld. We gaan er steeds op vooruit, vroegere organismen zijn lager, minder, ... Gould echter merkt op dat de organismen die de loterij wonnen slechts geluk hadden, er is geen hoger en er is geen lager.

De vanaf-wanneer-vraag is een vraag die zich richt naar de context en de interacties, de fasetransities die zich afspelen in het verleden.

Ontogenetisch wordt een organisme niet enkel ontvouwd en geactualiseerd. Er zijn, zo merkte de Beer op, 56 generaties nodig om van een zygote een individu te maken en tijdens deze 56 generaties kunnen zich afwijkingen voordoen, die hoe vroeger ze zich voordoen, grotere veranderingen en zelfs evolutie tot gevolg kunnen hebben. De processen van neotenie en paedomorfose kunnen eveneens leiden tot evolutie. Het voorbeeld van de tunicaat dat in zijn larvestaat een mogelijke link geeft tussen ongewervelden en gewervelden is hier van toepassing. Garstangs observatie werd bevestigd door de latere ontdekking van het regulatieve Manx gen.

Nog vóór Junk DNA dat niet codeert voor proteïnen ontdekt werd en nog vóór regulatieve genen onderscheiden werden van structurele, wisten embryologen als de Beer en Goldschmitt reeds dat niet alle genen ten alle tijde actief zijn en dat verschillen in activatie kunnen leiden tot macro-evolutie. Een mutatieconcept dat verschilt van puntmutaties die door de populatiegenetici als basis voor graduele evolutie begrepen werden.

Eveneens een gevolg van de idee dat genen een vaste essentie zijn, die inherent eigenschappen dragen die zich slechts ontvouwen, is dat organismen als passief begrepen worden in een actieve, selecterende omgeving. Gevolg hiervan is een dualistische relatie tussen organisme en omgeving, terwijl een organisme veeleer zijn omgeving construeert en er eveneens een constante wisselwerking bestaat tussen organisme en omgeving. Ware het niet voor fotosynthetische bacteriën, bijvoorbeeld dan was er nooit een blauwe zuurstofrijke planeet ontstaan, maar zagen we misschien rood zoals Mars. Daarom werd gesteld dat een dialectische verhouding tussen organisme en omgeving beter in staat is de verschillende processen te vatten.

(13) (14) Evolutie is ook niet noodzakelijk iets dat zich traag en gradueel voltrekt. RNA ontwikkelt zich volgens Dyson ineens in het proteïneleven, door ATP dat AMP tot gevolg had. De quasi-species vervangen de wild type zeer snel, eens deze in voldoende aantal voorkomen. Margulis stelt dat organismen van de ene generatie op de andere, volledige nieuwe genensets kunnen verwerven door symbiogenese en punctuated equilibrium, valt evenveel te bewijzen als de theorie van fylogenetisch gradualisme. Ook homeogenen zorgen voor discontinue evolutie: er zijn vaak geen intermediaire soorten te vinden tussen klassen van individuen, zoals bijvoorbeeld tussen ongewervelden en gewervelden.

Het mutatieconcept moet daarbij herdacht worden. Er bestaan structurele genen, die in staat zijn puntmutaties te ondergaan en die zorgen voor bepaalde eigenschappen zoals de lengte van staarten of de kleur van ogen. Deze liggen niet aan de basis van macro-evolutie, zoals speciatie en extinctie, maar zorgen enkel voor variatie binnen een soort. Deze micromutaties liggen niet in het verlengde van macro-evolutie. Het principe van uniformiteit is ook hier niet bewezen. Structurele genen bereiken een muur: verdere selectie is soms niet mogelijk.

Regulatieve genen zorgen voor de morfologische variatie die bestaat tussen verschillende soorten en rijken. Deze hebben doorheen de evolutie weinig puntmutaties ondergaan, maar ze komen niettemin voor. Deze genen kunnen eveneens 'muteren' en voor verschillende eigenschappen zorgen, naargelang de plaats, duur en tijdstip van (in)activatie, wat leidt tot verschillende interactiepatronen van genen. Het pleiotropisch aspect van deze genen zorgt ervoor dat één kleine mutatie (want ook dit zijn slechtst kleine mutaties: puntmutaties of één verandering in bijvoorbeeld plaats van activatie, er moet geen volledige herschikking van een chromosoom plaatsvinden zoals Goldschmitt nog dacht) een sneeuwbal effect kan hebben op andere genen met als gevolg grote evolutionaire veranderingen, macro-evolutie. Doorheen de evolutie hebben ook vooral deze genen duplicaties ondergaan.

Dezelfde regulatieve genen, want ze zijn homoloog ontstaan, zorgen voor de grote morfologische variaties die we vinden tussen de eukaryotische organismen. De grote

dispariteit van de Cambrische explosie, de verschillende anatomische lichaamsplannen zijn geen de-novomutaties, maar zijn het anders samenwerken van dezelfde genen op mogelijk nieuwe plaatsen in een organisme. De micromutaties van homeogenen kunnen leiden tot macro-evolutie, die discontinu is en leidt tot kwalitatieve verschillen, niet begrepen als hoger of lager, minder of beter, maar als emergente evolutie: het ineens ontstaan, zonder intermediären, van nieuwe soorten en bouwplannen.

Eigenaardig is dat het conservatieve leven de Cambrische explosie nooit nog heeft geëvenaard, er ontwikkelen zich nieuwe soorten binnen reeds bestaande bouwplannen, maar er ontstaan geen nieuwe bouwplannen meer. Met Gould vroegen we ons af waarom dit zo is.

(9) (14) (15). Genen bereikten (naakt of in een prokaryotische cel) hun functionele optimalisatie voor ze zich koppelden tot een genoom. Zodra het genoom zich ontwikkelde was optimalisatie van dit genoom niet langer mogelijk, zo weten we met Eigen, met als gevolg dat het systeem slechts kan deterioreren en derhalve slechts kan verouderen. Leven is daarom niet in tegenspraak met de tweede wet van de thermodynamica: genetische systemen verouderen en kennen een richting in de tijd.

Met Schwartz wisten we dat zowel ontogenetisch als fylogenetisch er sprake was van toenemende specificiteit en reductie. Een cel krijgt tijdens de ontogenese steeds meer een specifieke functie toegekend. Een zygote kan differentiëren in allerlei soorten cellen, een levercel kan slechts vernieuwen tot een levercel (door mitose).

Met Williams en Dawkins bereikten genen hun statuut van quasi-onsterfelijk, omdat in vergelijking vehikels veel sneller sterven.

Gould echter kwam tot een patroon dat herhaaldelijk merkbaar was in verschillende tijdsschalen van fylogenese en het best tot uiting komt bij de Cambrische explosie: bottom-heaviness gevolgd door decimatie gevolgd door symmetrie binnen de overgebleven designs: vroege experimentatie, latere standaardisatie. ‘Toonde dit een richting in de tijd voor de biologie, net zoals de tweede wet een richting geeft in de tijd’, vroeg hij zich af.

De tweede wet is al op vele manieren geïnterpreteerd en er bestaat een algemene consensus, dat organismen, met hun genomen die “bevroren ordelijke accidenten” zijn, ordelijk zijn en derhalve ingaan tegen de tweede wet, omdat ze niet tenderen naar wanorde. Met andere woorden, de vehikels tenderen naar wanorde, het bevroren accident niet. Genen zijn volgens de meeste theoretici, ‘onsterfelijk’. Prigogine bijvoorbeeld ontwikkelde een theorie die stelt dat wij organismen (bevroren) eilanden zijn van orde, in een oceaan van wanorde. Orde, leven, ontstaat uit chaos. Een idee dat hij haalde bij Schrödinger: levende organismen metaboliseren: ze nemen energie en materie op uit de omgeving en scheiden ze terug af naar die omgeving. De energie die ze afstoten is onbruikbare energie, waardoor de entropie in zijn geheel toeneemt, maar de organismen kunnen zich hierdoor een tijdje behouden. Volgens deze interpretatie kan men zelfs concluderen dat leven de snelste manier is die het universum gevonden heeft om naar wanorde, de meest waarschijnlijke toestand te gaan.

De energie en materie die organismen afstoten kunnen eventueel gebruikt worden als voedsel voor andere dieren, langs de voedselketen: de ene zijn dood is de andere zijn brood,

maar uiteindelijk draagt leven, hoewel het zich in een toestand van orde bevindt, bij tot de algemene toename tot entropie.

We mogen hierbij echter niet vergeten dat het bevroren accident bij Schrödinger werkte als een mechanische klok. De mechanische klok echter valt stilletjes aan stil: genen muteren en verouderen.

Een zygote kan hypothetisch alle celvormen aannemen. Zodra een cel een specifieke functie wordt toegekend, kan de cel zich slechts vernieuwen tot een cel die deze specifieke functie heeft. Zodra een cel een rol wordt toebedeeld, worden alle genen die geen deel hebben in de totstandkoming van een bepaalde eigenschap, definitief uitgeschakeld.

Individueen kunnen zich onderling voortplanten en derhalve genetisch materiaal op een nieuwe manier recombineren, waardoor er terug een zygote ontstaat, die hypothetisch alle mogelijke celtypen kan aannemen. Daarom dat er gesteld wordt dat hoewel de vehikels sterven, genen blijven voortbestaan en ordelijk leven blijft ontstaan, in tegenstelling met de tweede wet.

De uiting van een eigenschap echter uit zich ook fylogenetisch ineens, waarna de genen verantwoordelijk voor deze eigenschap slechts kunnen tenderen naar reductie en diversificatie, naar wanorde, omdat genen zodra ze bestaan, willekeurige mutaties kunnen ondergaan. Voorbeelden waren de tanden en de beenderen.

Met Schwartz konden we aantonen dat de tweede wet van de thermodynamica en Goulds bottom-heaviness identiek zijn. De volledigheid van het genetisch materiaal, hun optimalisatie deterioreert. Homeogenen kunnen dupliceren en muteren, maar er ontstaan geen totaal nieuwe genen meer. Genen bereiken hun optimalisatie voor ze gekoppeld werden in een genoom en kunnen slechts tenderen naar wanorde door de mutaties die ze ondergaan. Een gevaarlijke situatie, want er kan zich op lange termijn een foutencatastrofe voordoen, waardoor het genoom op lange termijn vernietigd zal worden.

Organismen komen en gaan, maar het spijt me, ook genen zullen ophouden te bestaan.

Het leven zoals het is (maar niet noodzakelijk volgens Darwin)

Als men de geschiedenis van het westerse denken doorloopt, dan kan men moeilijk anders dan vaststellen dat de relaties tussen filosofen en wetenschappers niet evident zijn (geweest), niet stabiel zijn (geweest) en vaak als problematisch werden en worden ervaren door beide partijen. We kunnen alleen nog maar dromen van de tijd dat het onderscheid maken tussen beide weinig zin had – waren Copernicus, Kepler, Galileï, Newton, ... wetenschappers, fysici, astronomen of filosofen (of, nu we toch bezig zijn, theologen en/of astrologen)? – en vandaag nuchter vaststellen dat de twee werelden grondig gescheiden zijn. Er is het academische gastverblijf van de filosofen aan de ene kant – hier wordt nagedacht over diepe vragen waarin vooral filosofen sterk geïnteresseerd zijn, want een filosofisch principe kan immers niet van de feiten afhangen – en dat van de wetenschappers aan de andere kant. Wat dit laatste betreft, zo zegt men mij, worden de structuur en de aard van de werkelijkheid in kaart gebracht en daar is geen filosofie voor nodig. Daartussenin lopen vandaag de dag de theologen die niet goed weten kiezen welk gastverblijf hun het sterkst aanspreekt, enigszins verloren.

Misschien zal de lezer verbaasd zijn dat ik, na de lectuur van deze tekst van Nathalie Gontier, met dit grimmige beeld voor de dag kom. Ik kan de lezer meteen geruststellen: het tegendeel is waar. Het beeld had ik nodig om aan te tonen hoe essentieel de rol is van wetenschapsfilosofen in de verkavelde ruimte van het menselijk denken en weten. Filosofen die met kennis van zaken filosofische problemen behandelen die rechtstreeks raken aan bepaalde wetenschappen, spelen een uiterst belangrijke rol in het proberen “bijeenhouden” van onze kennis en van ons handelen dat op die kennis gebaseerd is. Nu is dit helaas geen reden om overoptimistisch te worden, want wat blijkt uit de praktijk? Helaas al te vaak dat de filosofen achterna “hinken”: binnen een bepaalde wetenschappelijke discipline heeft zich één of andere doorbraak voorgedaan en dan beginnen de filosofen te reflecteren over de vraag wat de implicaties zijn van die doorbraak. Vele belangrijke ethische kwesties zijn in de schaduw terechtgekomen van het opwaaiende stof van de razende technologische ontwikkelingen die op geen manier waren tegen te houden.

Waarom maak ik deze wat negatieve bijsturing op een optimistische correctie op een grimmig uitgangsbeeld? Het antwoord is eenvoudig. Om het volgende te kunnen neerschrijven: *dit boek is een uitzondering op mijn bijsturing*. Hier is een filosofe aan het woord die van de wetenschap in kwestie, de biologie en bovenal de evolutionaire biologie, goed op de hoogte is en bij gelegenheid zelfs meer doet dan dat, ze denkt namelijk vooruit op de wetenschappers en hun bezigheid. Dit is (wetenschaps)filosofie op haar best. Maar laat ons niet overmoedig worden! Het is mijn diepe overtuiging dat dit werk heel wat controverses zal creëren, wat ik uiteraard als bijzonder positief waardeer.

Want wat doet Nathalie Gontier ? Kort en bondig: zij brengt een fundamentele kritiek op het neodarwinisme. Niet alleen een interne kritiek, maar evenzeer (eigenlijk bovenal, zou ik zeggen) een externe kritiek, waarbij ze alternatieven bespreekt die ofwel een uitbreiding betekenen ofwel een correctie inhouden van het neodarwinisme, soms zelfs beide tegelijkertijd. Ik zie niet zo meteen een “doorsnee” bioloog enthousiast opspringen en luidkeels beamen, ‘Ja, dit is wat we moeten doen, hoe kon ik me zo vergissen’. Maar dat is nu juist de taak van de filosoof, zeker de filosoof als *wegbereider*. Voor jezelf weten dat je iets interessants hebt mee te delen, maar ook een diep besef hebben dat het een moeizame, langdurige en uitputtende taak zal zijn om anderen te overtuigen.

Men weze echter gewaarschuwd: Gontier bekritisieren zal geen gemakkelijke opdracht zijn. Ze is erin geslaagd op een beperkt aantal bladzijden een zeer breed en zeer gevarieerd terrein te verkennen en, waar nodig, de diepte in te gaan. Men krijgt de theorieën gepresenteerd zowel van Freeman Dyson, Manfred Eigen, Stuart Kauffman en Lynn Margulis, als van Ilya Prigogine, Stephen Jay Gould, Erwin Schrödinger en Richard Lewontin, en deze lijst is verre van volledig; ik heb mij namelijk beperkt tot deze namen die voor mij (enige) betekenis hebben. Het lezen van dit werk is dan ook op vele momenten niet zozeer een leesproces dan wel een leerproces geweest.

En nu we het toch hebben over het lezen zelf, wil ik graag ook iets zeggen over de wijze waarop ze deze kritiek brengt. Als ik die in één woord moet omschrijven: *uiterst verfrissend*. Er is aan de ene kant de heldere structuur van het werk. Die wordt schitterend geresumeerd in het laatste hoofdstuk in de vorm van 15 duidelijke, soms provocerende, soms intrigerende stellingen. Wil men de auteur bekritisieren of met hem in discussie treden, de agenda is scherp bepaald. Aan de andere kant is haar stijl, hoewel die uiteraard kritisch moet zijn, manifest niet negatief. Integendeel, sommige van haar formuleringen komen zonder meer als toekomstige “oneliners” in aanmerking, zo bijvoorbeeld these 5: ‘*Leven is conservatief*’. Bij momenten krijgen we ook prachtige beelden te lezen, zo bijvoorbeeld: ‘*We zeiden reeds dat genen stoïcijnen zijn, die conservatief zo goed mogelijk willen doen wat ze kunnen, in tegenstelling tot het meer frivole, epicuristische metabolische leven.*’ Voel ik de priemende blik van Nietzsche in mijn rug, ook iemand die zich bij gelegenheid wel eens vrolijk kon maken over de wetenschap ?

Op het moment dat ik dit nawoord schrijf – december 2003 – is Nathalie Gontier aspirante bij het *Fonds voor Wetenschappelijk Onderzoek – Vlaanderen*. In die hoedanigheid is ze verbonden aan het *Centrum voor Logica en Wetenschapsfilosofie* van de *Vrije Universiteit Brussel* (<http://www.vub.ac.be/CLWF>), waarvan ik directeur ben. Misschien kijkt de lezer nu verbaasd op: is deze tekst dan niet het resultaat van een doctoraatsonderzoek? Het antwoord op die vraag is negatief. Dit boek is een “spin-off” (om een modieuze term te gebruiken) van haar *licentieverhandeling*! Wanneer een zo jong iemand tot zo’n prestatie in staat is, dan is het geen overdrijving, maar de meest normale zaak van de wereld dat men in zulke lovende woorden over dit boek schrijft. Als wiskundige-in-een-vorig-leven zou ik zeggen: Quod Erat Demonstrandum.

Jean Paul Van Bendegem

Gent, 11 december 2003

9. NOTEN

¹ Voor een gedetailleerde beschrijving van de oorspronkelijke theorie van spontane generatie verwijs ik de lezer door naar Harris (2002).

² Voor een huidige stand van zaken wat betreft theorieën omtrent de oorsprong en de evolutie van het universum, de aarde en de elementen daarvan verwijs ik de lezer enerzijds door naar het tijdschrift Scientific American dat niet zo lang geleden een heel nummer wijdde aan deze boeiende materie. Het gaat respectievelijk om de artikels van James, Peebles, Schramm, Turner en Kron (1994), Allègre en Schneider (1994) en Kirshner (1994). Anderzijds zijn er ook de artikels van Oró (2002) en Schwartz en Chang (2002).

³ De Apexformatie gevonden in Australië (zie bijvoorbeeld Schopf, 2002: 171-3).

⁴ De Adenine- en Guaninebasen worden purinebasen genoemd en Cytosine, Thymine en Uracil worden pyrimidines genoemd.

⁵ Een volledige bespreking van de verschillende experimenten en de daarbij gebruikte gasmengelingen en verkregen aminozuren wordt hier niet gegeven. Voor een bespreking verwijs ik de lezer door naar het werk van Fox en Dose (1972: 70-91).

⁶ Er is geen discriminatie tussen links- en rechtshandige aminozuren, beide komen evenveel voor.

⁷ Daarom wordt gesteld, wat we zullen zien bij de bespreking van de RNA-wereld, dat er een selectieproces aan de basis ligt van het ontstaan van leven, in tegenstelling tot de theorie van spontane generatie.

⁸ Voor de meer gewaagde theorieën hieromtrent verwijs ik de lezer door naar Sagan (1994) en Weinberg (1994).

⁹ Zie bijvoorbeeld ook Miller en Lazcano, 2002: 92-7.

¹⁰ Ik prefereer hier de mooie engelse term halflife (half leven) om aan te tonen hoe lang deze componenten kunnen behouden blijven vooraleer ze te decompuseren. Halflife impliceert dat de elementen nog niet levend genoemd kunnen worden en hun decompositie niet dood of afsterven, maar dat het toch al die kant op gaat.

¹¹ De afkorting m.c. staat in dit werk voor mijn cursivering.

¹² Leuk detail is dat het ook de Alvin was die in 1986 de Titanic gevonden heeft, waardoor wetenschappers eindelijk konden onderzoeken hoe het schip gezonken was, waar tot dan toe, heel wat controverse rond ontstond. Zie onder andere <http://www.onr.navy.mil/focus/ocean/habitats/vents1.htm>.

¹³ Na 1977 zijn er talrijke andere onderzeese vulkanen ontdekt met in hun nabijheid hydrothermale bronnen (ook in de Indische en Atlantische Oceaan) die enerzijds de theorie van platentektoniek bevestigen en funderen, anderzijds tot dan toe voor ons volledig onbekende soorten doet ontdekken. Dit jaar nog vond een nieuwe onderwater expeditie plaats nabij de Mariana-eilanden die leidde tot de ontdekking van 11 tot dan toe ongekende hydrothermale bronnen, die zich tot 11 km onder de zeespiegel bevinden. Voor meer info hieromtrent verwijs ik de lezer door naar de volgende websites: <http://www.pmel.noaa.gov/vents/index.html>, <http://oceanexplorer.noaa.gov/explorations/explorations.html>.

¹⁴ Dit zou lamarckiaans zijn : het fenotype (de proteïnen) zouden in staat zijn informatie door te geven aan het genotype. Hoewel dergelijke processen zich kunnen voordoen in de natuur, zijn ze eerder de uitzondering dan de regel.

¹⁵ Met de termen replicatie en repliceren wordt niet bedoeld iemand van antwoord dienen. Deze termen worden gebruikt om het kopiëren van nucleotiden te duiden.

¹⁶ Daarmee wil Dyson niet zeggen dat organismen louter kunnen begrepen worden als machines. Hij gebruikt deze vergelijking enkel om aan te tonen dat de twee basisfuncties van leven logisch van elkaar te onderscheiden zijn. Dyson (1990: 57): *"The computer metaphor has been enormously fruitful as an aid to the understanding of living processes. [...] it is not correct. It is only a metaphor. One should not push metaphors to far. One should not think that a molecule of nucleic acid is really an inert object like a floppy disk. In reality, a molecule of nucleic acid can do many other things besides serving as a passive container of information. Recent experiments have shown that under some conditions nucleic acids can act as catalysts just as proteins do. The separation between hardware and software in a living cell is not absolute. There is no law of nature which forbids nucleic acids to process information. Nevertheless, the metaphor is a good one to describe the overall organization of a cell. Most of the time, proteins are busy chopping and splicing while nucleic acids are quietly telling them what to do."*

¹⁷ Spijtig genoeg kan ik hier niet ingaan op het units and levels of selection debate, een discussie die gevoerd wordt binnen de wetenschapsfilosofie en de biologie over op welk niveau natuurlijke selectie zich juist afspeelt (het individuele gen, het genotype, fenotype of de omgeving) en welke eenheid (het gen, genotype, fenotype, een populatie) juist geselecteerd wordt. Het zou ons te ver van de huidige problematiek verwijderen en de discussie vereist en verdient een heel boek in plaats van enkel een passage. De geïnteresseerde lezer verwijst ik daarom door naar de werken van Brandon (1982); Dawkins (1982; 2000); Sober en Lewontin (1989).

¹⁸ De afkorting 'm.o.' zal in deze tekst gebruikt worden voor 'mijn onderstreping'. Als het citaat in de oorspronkelijke tekst cursieve woorden bevat, onderstreep ik de woorden die ik wil benadrukken. m.c. duidt op mijn cursivering en z.c. of h.c. staat voor zijn of haar cursivering.

¹⁹ Er bestaat een algemene consensus bij de verdedigers van de naakte RNA hypothese dat tRNA(-achtigen) en ribozymen (of ribozymachtigen) of een combinatie van beide de eerste vormen van genetisch materiaal waren die de hypothetische RNA-wereld bewoonden. Een uitvoerige beschrijving van de theorievorming hieromtrent maakt geen deel uit van dit werk. Zie hiervoor onder meer Di Giulio (1991 en 1998), Giménez et al. (1998), Giménez et al. (2002) en Stevenson (2002). Verder wordt door zowel spontane generationisten als RNA hypothetici aanvaard dat tRNA waarschijnlijk de oudste RNA vorm is.

²⁰ Ook proteïnen kunnen aan de hand van soortgelijke experimenten onderling vergeleken worden.

²¹ De verschillen tussen de sequenties worden topologisch op drie manieren van elkaar gescheiden: er is een 'bundle-like' vertakkingspatroon, een 'tree-like' topologie en een 'criss-cross' netwerk (Eigen, 1996: 4-6). De *bundelachtige* heeft betrekking op sequenties die op elkaar lijken, ze kennen dezelfde gemeenschappelijke voorouder. De nakomelingen gaan zich onafhankelijk van elkaar ontwikkelen, maar kennen ondanks het feit dat ze niet meer afhankelijk zijn van elkaar, een simultane accumulatie van mutaties. De *boomachtige* topologie is het gevolg van een opeenvolging van vertakkingen. Een sequentie splitst zich op in twee dochtersequenties, die onafhankelijk van elkaar muteren. Transfer RNA, binnen éénzelfde organisme, verspreidt zich bundelachtig: het zijn sequenties die één gemeenschappelijke oorsprong kennen en zich dan onafhankelijk van elkaar verder ontwikkelen. Een *criss-cross* topologie is typisch voor kolonies van mutanten. Het is een netwerk van mutanten dat zich voordoet bij een enkele, geoptimaliseerde sequentie. Een bestendig netwerk wordt gevormd en dit is mogelijk omdat identieke mutanten onafhankelijk van elkaar kunnen ontstaan, als ze nauw verwant zijn met de geoptimaliseerde frequentie. Oorspronkelijke boomachtige of bundelachtige verdelingen van mutanten gaan uiteindelijk over in een criss-cross netwerk, door het herhaaldelijk voorkomen

van cyclisch gesloten patronen. Als dit gebeurt spreekt men van *randomisatie*: de topologie wordt vertroebeld door ruis.

²² De uiteenzetting die in dit deel en het volgende naar voren geschoven wordt is vrij technisch. In 3.4. worden in minder technische termen de belangrijkste conclusies van deze delen herhaald en lezers die minder vertrouwd zijn met het vakjargon kunnen eventueel ook eerst 5.3. (lezen waarin vele van de wetenschappelijke termen die in dit deel gebruikt worden, historisch worden gekaderd).

²³ Omdat alle virussen quasi-species zijn van een dominante sequentie en er derhalve meer varianten van een virus voorkomen dan het oorspronkelijke virus, is het ook zo moeilijk gepaste medicijnen te ontwikkelen die alle varianten van een bepaald virus vernietigen.

²⁴ Richard Dawkins (2000) karakteriseert natuurlijke selectie als een blinde horlogemaker : organismen vertonen 'design', in Eigens terminologie, optimalisatie, zonder dat er enig proces aan de basis ligt van deze toename in optimalisatie. De optimalisatie is volgens Dawkins het gevolg van pure willekeurige statistische fluctuaties, waarbij natuurlijke selectie dan blindelings, via trial en error de voordelige van de nadelige scheidt. Het verschil met Eigen is dat hij erkent dat een mutatie willekeurig ontstaat, maar dat als deze mutatie voordelig is, deze met een grotere waarschijnlijkheid, zelfs noodzakelijkheid, zal prolifereren.

²⁵ Dat bacteriën levende organismen zijn staat buiten kijf, maar er is heel wat discussie omtrent de vraag of RNA, DNA en virussen als levend begrepen kunnen worden.

²⁶ Voor een meer conventionele ontstaansgeschiedenis van het genoom en de chromosomen, meer in overeenstemming met de Moderne Synthese, verwijs ik door naar de werken van Maynard Smith en Szathmáry (1993a en 1993 b) en het vervolg van deze versie is te vinden bij Lifson en Lifson (1999).

²⁷ Prokaryoten zijn in staat hun genetisch materiaal horizontaal door te geven, een punt dat we bespreken bij de volgende auteur : Margulis.

²⁸ Reïficatie is een filosofische term waarmee bedoeld wordt dat bepaalde eigenschappen of abstracties tot zaak (res) gemaakt worden en verwerkelijkt worden. Wanneer we bijvoorbeeld spreken over het leven, dé politiek, een cultuur, dan verwerkelijken we deze abstracties en verworden ze tot een entiteit.

²⁹ Tot voor kort dacht men dat er zo'n 100 000 genen bestonden, maar het Human Genome Project onderscheidde er maar een 30 000, een getal dat later werd verhoogd tot 60 000. Wetenschappers vermoeden wel dat er zo'n 100 000 genen zijn, onderzoek hieromtrent gaat verder.

³⁰ Het preformationisme is een stroming die stelde dat leven in miniatuurvorm reeds aanwezig was in de eicellen of zaadcellen van mensen. Het moest enkel nog groeien in de moederschoot.

³¹ Margulis bevindt zich in het kamp dat stelt dat leven begon met autotrofen.

³² Het creationisme is een strekking binnen de katholieke en protestantse religieuze gemeenschap die zich verzet tegen het fenomeen evolutie dat zich reeds gedurende miljoenen jaren voordoet en het feit dat soorten ontstaan uit andere soorten. Ze stellen dat God de verschillende soorten zoals ze nu voorkomen heeft gecreëerd en dat de aarde maar om en bij de 6 000 jaar oud is, in overeenstemming met op de bijbel gebaseerde berekeningen. Deze stroming is een vrij recent fenomeen en het is historisch fout deze term te gebruiken in Darwins context. Darwin verzette zich tegen de (vooral anglicaanse) religieuze gemeenschap van toen die stelde dat alle wezens creaturen waren van God. In zekere zin waren toen alle gelovigen creationisten, zonder dat ze zelf deze term gebruikten om hun ideeën te benoemen. Vandaag zijn creationisten die evolutie verwerpen slechts een subgroep binnen de gelovige gemeenschap. Toch zal in bovenstaande de term creationisme gehanteerd worden om de ideeën die niet stroken met het fenomeen evolutie gebruikt door de religieuze gemeenschap van toen te duiden. De reden hiervoor is stilistisch en heeft te maken met eenvoud: 'creationisme' is sneller

gelezen en geschreven dan 'de ideeën die niet stroken met het fenomeen evolutie gebruikt door de religieuze gemeenschap van toen'.

³³ De Cambrische explosie duidt de periode in de tijd wanneer meercellig leven ontstond en diversifieerde. De grote fylogenetische takken van de eukaryoten ontstonden, met als gevolg een grote verscheidenheid van soorten binnen die fylogenetische takken.

³⁴ Seksueel dimorfisme is een term waarmee het verschil (di) in vorm (morf) tussen beide seksen van één soort wordt geduid. Naast de verschillen in seksuele organen, zijn de mannen van een soort in het algemeen ook sterker, groter en agressiever dan de vrouwen van een soort. De mannen bezitten hierbij vaak eigenschappen die vrouwen ontbreken, zoals bijvoorbeeld slagstanden bij olifanten, waardoor ze sterker en agressiever kunnen zijn. Hierop zijn natuurlijk ook talrijke uitzonderingen, de meeste gekende zijn de vrouwelijke hyena's die een dubbele dosis van het hormoon testosteron aanmaken, waardoor deze agressiever zijn dan mannen. Ook vrouwen hebben vaak naast seksuele verschillen, eigenschappen die mannen niet bezitten, zoals fraaie kleuren om een partner te verleiden. En ook hier maken uitzonderingen de regel, denken we maar aan de pauwenstaart bij mannetjes en de manen van een leeuw.

³⁵ Ten tijde van het imperialisme ging men er foutief van uit dat leden uit andere culturen met een andere huidskleur en drager van eigenschappen verschillend van de "Kaukasische (West-Europese) mens", wel tot dezelfde soort behoorden, maar dat ze lid waren van een, toen geheten, "ras" van die soort. Aangenomen werd, weer foutief, dat evolutie tussen deze "rassen" verschillend kon verlopen, met als gevolg dat bepaalde "rassen" minder geëvolueerd waren dan andere. Dit op zijn beurt leidde tot de eugenetica: een idee dat menging met leden behorend tot andere culturen slecht was en dit niet doen zou leiden tot de superioriteit van de westerse mens. Dit alles is fout gebleken: we behoren allemaal tot dezelfde menselijke soort en daarbij bestaat individuele variatie tussen de leden van die soort, maar het is onmogelijk een onderscheid te maken tussen "rassen" (zie bijvoorbeeld King en Wilson: 1975). Alle mensen onderling, dus ook mensen die behoren tot andere culturen en drager zijn van eigenschappen die leden van de westerse gemeenschap grotendeels niet dragen, verschillen maar 0,02 % in genetisch materiaal van elkaar (Polk, 2002). De term "ras" is derhalve niet toepasbaar binnen de menselijke soort.

³⁶ De bonobo is een primate die vooral in Centraal Afrika leeft, Congo bijvoorbeeld heeft nog een relatief grote bonobogemeenschap, deze primaten zijn namelijk met uitsterven bedreigd. Tot voor kort dacht men dat de bonobo geen aparte soort was, maar een "ras" binnen de chimpansees. Vandaar de naam "dwergchimpansee". Deze term is echter niet langer in gebruik binnen de wetenschap omdat ontdekt werd dat de dwergchimpansee wel degelijk een andere soort dan de chimpansee uitmaakt en een aparte soort verdient een andere naam: bonobo.

³⁷ *Natura non facit saltum* is Latijn voor *de natuur maakt geen sprongen*.

³⁸ Zie noot 30.

³⁹ Als de heterozygotische staat (Bb) en de homozygotische recessieve staat (bb) evenveel voorkomen in de parentale generatie, dan is in de volgende generatie sprake van een 2 tot 2 ratio, fenotype- en genotypisch (Bb, Bb, bb, bb). Als de heterozygotische staat (Bb) en de homozygotische dominante staat (BB) evenveel voorkomen in de parentale generatie, dan komen in de volgende generatie, ideaal (want niets verbiedt dat de Bbs onderling paren of de BBs), enkel homozygotische dominante (BB, BB) en heterozygoten (Bb, Bb) voor, terwijl de recessieve staat wordt gemaskeerd.

⁴⁰ Dit proces, waarbij niet langer op een bepaalde eigenschap geselecteerd kan worden, is iets wat zich in de natuur zelden of nooit voordoet, omdat dieren niet selectief op zoek gaan naar één bepaalde eigenschap in hun partner die ze met hen delen. Over het algemeen stemt de selectiecapaciteit van een gen overeen met het middenpunt van een Gauscurve. Als men de muizen beschreven bij het

experiment terug willekeurig laat paren met een groep korte, gemiddelde en lange staarten wordt dit gemiddelde automatisch opnieuw bereikt. Leuk detail is dat deze muur van selectie eveneens deels de reden is waarom niet langer alle dagen wereldrecords verbroken worden in de sport, maar het steeds moeilijker wordt een tiende van een seconde sneller te zijn dan de recordhouder. Gould (1980), die een hardcore baseball fanaat was, wees er op dat de combinatie van voeding, trainingsprogramma's en genetische aanleg voor deze haast niet te overbruggen muur zorgt. Als men vandaag stelt dat baseballspelers of andere sportmensen vroeger veel meer in petto hadden dan de huidige, omdat om de haverklap een record verbroken werd, hebben ze het bij het rechte eind wat betreft de recordverbrekingen, niet wat betreft de prestaties van de huidige sportmensen.

⁴¹ Voor een inleiding tot de Evolutionaire Epistemologie verwijs ik de lezer door naar de werken van Campbell (1974) ; Bradie en Harms (2001); Cziko (1995) ; Hahlweg en Hooker (1989) en Munz (2001).

⁴² Hannah Arendt is een filosofe die, bij uitstek, de processen van contingentie en geschiedvorming beschreef en eigenaardig genoeg komt haar idee van geschiedvorming en contingentie zeer sterk overeen met Goulds beschrijving. Voor een inleiding op Arendts werk kan de lezer terecht bij Weyembergh (1992).

⁴³ Margulis en Sagan stellen dat men pas kan spreken over soorten op het niveau van eukaryoten en dat symbiogenese de ultieme oorzaak is van soortvorming. In hun laatste boek gaan Margulis en Sagan (2002) zelfs zo ver om te stellen dat *elke* speciatie veroorzaakt wordt door symbiose.

⁴⁴ De ecto- meso - en endoderm hebben betrekking op de drie grote celdifferentiaties die een embryo ondergaat. Na de bevruchting begint de zygote zich te delen tot meerdere cellen. Deze cellen vormen samen een bolvormig geheel en worden de blastula genoemd. 10 uur ongeveer na de bevruchting begint de gastrulatiefase. Deze fase houdt in dat het bolvormig geheel zich differentieert in drie lagen van cellen. Deze drie lagen worden de ecto- endo- en mesoderm genoemd. Uit de *ectoderm* ontwikkelen zich het centraal zenuwstelsel en het brein, maar ook haar, nagels en huidcellen worden hieruit gevormd. De *endoderm* heeft de ontwikkeling van de interne organen zoals de lever, de pancreas, de longen en het spijsverteringsstelsel tot gevolg. De *mesoderm* is verantwoordelijk voor de ontwikkeling van het skelet, de spieren, het cardiovasculair en het lymfestelsel.

⁴⁵ Bilateraal symmetrische wezens zijn organismen zoals bijvoorbeeld mensen, waarbij er een verschil is tussen de linker- en rechterhersenhelft, die beide één helft van het organisme grotendeels besturen. De twee lichaamshelften lijken daarbij ook spiegelbeelden van elkaar te zijn: onze armen en benen bijvoorbeeld komen in paren, maar links is het omgekeerde van rechts. Radiaal symmetrische organismen, zijn organismen zoals bijvoorbeeld zeesterren, die, net zoals een wiel van een fiets, één centrale kern hebben, waaruit dan 'spaken', de vijf poten van een zeester evolueren.

⁴⁶ Zie bijvoorbeeld Gehring (1998, 197-209), die een heel hoofdstukje wijdt aan de homeotische regulering van oogformatie. Lezers die het onderwerp van homeogenen grondiger willen uitdiepen, kunnen ook ten rade gaan bij Davidson (2001).

⁴⁷ De plaats waar een gen voorkomt op een chromosoom wordt in de literatuur een locus genoemd.

⁴⁸ Waarschijnlijk denken vele lezers op dit ogenblik dat de fysica een counterintuïtief concept van orde en wanorde hanteren. "Als alles op elkaar gepropt zit in een zygote of bijvoorbeeld de speldenkop waarmee het universum vermoedelijk begon, spreekt men over orde en als alles wat meer ruimte krijgt en uiteenvalt spreekt men van wanorde." Als U dit denkt echter, denkt U, in lijn met de westerse geschiedenis in termen van potentialiteit en in termen van teleologie, waarbij nog voor de vorm de inhoud reeds bestaat. In een zygote echter zit geen potentieel mens en in de speldenkop geen potentieel universum. Gegeven dat de cellen zich blijven differentiëren en specialiseren en gegeven dat energie en materie zich differentiëerden na de knal, zullen zich met een grote waarschijnlijkheid een mens en een universum ontwikkelen.

10. REFERENTIES

- . ADOUTTE, André, Guillaume BALAVOINE, Nicolas LARTILLOT, Olivier LESPINET, Benjamin PRUD'HOMME en Renaud DE ROSA. 2000 "The new animal phylogeny: Reliability and implications." *Proceedings of the National Academy of Science*, 97 (9): 4453-4456
- . ALTMAN, Sidney. 2000 "The road to RNase P." *Nature Structural Biology*, 7 (10): 827-8
- . AYALA, Francisco J. 1978 "The mechanisms of Evolution." *Scientific American*, 239 (3): 48-61
- . BARINAGA, Marcia. 1994 "Looking to Development's Future." *Science*, 266: 561-4
- . BARLOW, Connie (ed.). 1998 (1992) *From Gaia to Selfish genes: selective writings in the life sciences*. (Cambridge, Mass. : MIT Press)
- . BOWERSOX, John. 1998 "Resistance and persistence: study raises new questions about prion diseases." *National Institute of allergy and infectious diseases*.
<http://www.niaid.nih.gov/publications/datetime/0998/page6.htm>
- . BOWLER, Peter. 1978 "Hugo de Vries and Thomas Hunt Morgan - The mutation Theory and the Spirit of Darwinism." *Annals of Science*, 35: 55-73
- . BRADIE, Michael en William HARMS. 2001 "Evolutionary Epistemology." In: *Standford Encyclopedia of Philosophy*, 1-13
<http://plato.stanford.edu/entries/epistemology-evolutionary/>
- . BRANDON, Robert N. 1982 "The levels of selection." In: *Genes, Organisms, Populations: Controversies over the units of selection*. Robert N. Brandon en Richard M. Burian (eds), 1984: 133-9. (Cambridge: MIT)
- . BRICMONT, J. 1995 "Science of chaos or chaos in science ?" *Physica Magazine*, 17 (3-4):159-213
- . BUCHEN-OSMOND, C. 1995 "Subviral Agent Prions - Agents of Spongiform Encephalopathies." ICTV. http://life.anu.edu.au/viruses/Ictv/fs_prion.htm
- . CAMPBELL, Donald T. 1974 "Evolutionary Epistemology." In: *The Philosophy of Karl Popper*. Paul Arthur Schlipp (ed.), Vol. I, 413-459. (Illinois: La Salle)
- . CAPRA, Fritjof. 1997 (1996) *The web of life: a new synthesis of mind and matter*. (London: Flamingo)
[Voor het eerst gepubliceerd door Harper Collins.]
- . CHYBA, Christopher. 1999 "Buried beginnings." *Nature*, 395: 329-30
- . CLEAVES, James H. en Stanley L. MILLER. 1998 "Oceanic protection of prebiotic organic compounds from UV radiation." *Proceedings of The National Academy of Science, USA*, 95: 7260-3

-
- . CZIKO, Gary. 1995 *Without Miracles – Universal selection and the second Darwinian revolution*. (Cambridge: MIT)
- . DARWIN, Charles. 1999 (1998) *Het uitdrukken van emoties bij mens en dier - Definitieve editie: met inleiding, nawoord en commentaar van Paul Ekman*. (Amsterdam: Nieuwezijds) [Uit het Engels vertaald door Fieke Lakmaker. Oorspronkelijke titel: *The expression of the emotions in man and animals - third edition*. (HarperCollins)]
- . DAVIDSON, Eric H. 2001 *Genomic regulatory systems – development and evolution*. (San Diego: Academic Press)
- . DAWKINS, Richard. 1982 “Replicators and vehicles.” In: *Genes, Organisms, Populations: Controversies over the units of selection*. Robert N. Brandon en Richard M. Burian (eds), 1984: 161-79. (Cambridge: MIT)
- . DAWKINS, Richard. 1995 “God’s utility function.” *Scientific American*, Jan.: 62-7
- . DAWKINS, Richard. 2000 (1986) *The Blind Watchmaker*. (London: Penguin Books) [Voor het eerst gepubliceerd door Longman.]
- . DENNET, Daniel C. 1996 (1995) *Darwin’s Dangerous Idea: evolution and the meanings of life*. (London: Penguin books) [Voor het eerst gepubliceerd door: New York: Simon & Schuster.]
- . DENNET, Daniel C. 1998 (1996) *Kinds of Minds: Towards an understanding of consciousness*. (London: Phoenix, Orion Books) [Voor het eerst gepubliceerd door London: Weidenfeld & Nicolson.]
- . DETHIER, Hubert. 1995 (1993) *Het gezicht en het raadsel - Profielen van Plato tot Derrida*. (Brussel: VUBPress)
- . DE WAAL, Frans en Frans LANTING. 1997 *Bonobo – The Forgotten Ape*. (Los Angeles: University of California Press)
- . DI GIULIO, Massimo. 1992 “On the Origin of the Transfer RNA Molecule.” *Journal of Theoretical Biology*, 159: 199-214
- . DI GIULIO, Massimo. 1998 “Reflections on the Origin of the Genetic Code: a Hypothesis.” *Journal of Theoretical Biology*, 191: 191-6
- . DOOLITTLE, Ford W. en Carmen SAPIENZA. 1980 “Selfish genes, the phenotype paradigm and genome evolution.” *Nature*, 284: 601-3
- . DOUDNA, Jennifer en Thomas R. CECH. 2002 “The chemical repertoire of natural ribozymes.” *Nature*, 418: 222-8
- . DOVER, Gabriel A. 1993 “On the edge.” *Nature*, 365: 704-6

-
- . DUBOULE, Denis. 1994 "How to make a limb ?" *Science*, 266: 575-6
- . DYSON, Freeman. 1990 (1988) *Infinite in all directions*. (London: Pinguin Books) [Voor het eerst gepubliceerd door Harper & Row.]
- . EIGEN, Manfred en Peter SCHUSTER. 1977 "The Hypercycle – a principle of natural self-organisation. Part A: Emergence of the hypercycle." *Naturwissenschaften*, 64: 541-65
- . EIGEN, Manfred en Peter SCHUSTER. 1978 (a) "The Hypercycle – a principle of natural self-organisation. Part B: The abstract hypercycle." *Naturwissenschaften*, 65: 7-41
- . EIGEN, Manfred en Peter SCHUSTER. 1978 (b) "The Hypercycle – a principle of natural self-organisation. Part C: The realistic hypercycle." *Naturwissenschaften*, 65: 341-69
- . EIGEN, Manfred. 1996 (1987) *Steps towards life: a perspective on evolution*. (Oxford: Oxford Univ. Press) [Uit het Duits vertaald door Paul Woolley. Oorspronkelijke titel: *Stufen zum Leben*. (München: R. Piper GmbH & Co)]
- . EI-ITCHI, Imai, Hajime HONDA et al. 1999 "Elongation of oligopeptides in a simulated submarine hydrothermal system." *Science*, 283: 831-3
- . ELITZUR, Avshalom C. 1994 "Let there be life. Thermodynamical reflections on biogenesis and evolution." *Journal of theoretical biology*, 168: 429-59
- . FOX, Sidney W. en Klaus DOSE. 1972 *Molecular evolution and the origin of life*. (San Fransisco: W.H. Freeman & Co.)
- . GEHRING, Walter. 1998 *Master control genes in development and evolution – the homeobox story*. (London: Yale University Press)
- . GILBERT, Walter. 1986 "The RNA world." *Nature*, 319: 618
- . GIMENEZ, Juan A., SAEZ, G. en SEISDEDOS, R. 1998 "On the Function of Modified Nucleosides in the RNA World." *Journal of Theoretical Biology*, 194: 485-90
- . GIMENEZ, Juan A. en SEISDEDOS, R. 2002 "On the Dimerization of the Primitive tRNAs: Implications in the Origin of Genetic Code." *Journal of Theoretical Biology*, 217: 493-8
- . GOULD, Stephen Jay. 1980 *The Panda's Thumb: More Reflections in Natural History*. (New York: Norton & company)
- . GOULD, Stephen Jay. 1982 "Darwinism and the expansion of evolutionary theory." *Science*, 216: 380-7
- . GOULD, Stephen Jay . 1984 "Smooth curve of evolutionary rate: a psychological and mathematical artifact." *Science*, 266: 994-6

-
- . GOULD, Stephen Jay. 1991 (1989) *Wonderful Life: The Burgess Shale and the nature of history*. (London: Penguin Books)
- . GOULD, Stephen J., L. GILINSKY en Rebecca Z. GERMAN. 1987 "Asymmetry of lineages and the direction of evolutionary time." *Science*, 236: 1437-41
- . HAHLOWEG, Kai en C. A. HOOKER (eds.). 1989 *Issues in Evolutionary Epistemology*. (New York: State Univ. of NY Press)
- . HARRIS, Henry. 2002 *Things come to life: spontaneous generation revisited*. (Oxford: Oxford University Press)
- . HEAPHY, Shaun. 2000 "Prion Diseases." *Leicester University*.
<http://www-micro.msb.le.ac.uk/335/Prions.html>.
- . HENAHAN, Sean. 1996 "From Primordial soup to the prebiotic beach. An interview with exobiology pioneer, DR. Stanley L. Miller." <http://www.accessexcellence.org/WN/NM/miller.html>
- . JOYCE, Gerald F. 2002 (a) "Booting up life. *Nature*, 410: 278-9
- . JOYCE, Gerald F. 2002 (b) "The antiquity of RNA-based evolution." *Nature*, 418: 214-21
- . KAUFFMAN, Stuart. 1996 (1995) *At home in the universe - The search for laws of complexity*. (London : Penguin Books) [Voor het eerst gepubliceerd door Oxford: Oxford Univ. Press.]
- . KAYZER, Wim. 1995 (12de druk) *Een Schitterend Ongeluk*. (Amsterdam: Contact)
- . KIMURA, Motoo. 1976 "How genes evolve: a population geneticist's view." *Annales de génétique*, 19 (3): 153-68
- . KING, Mary-Claire en A. C. WILSON. 1975 "Evolution at two levels in humans and Chimpanzees." *Science*, 188: 107-116
- . LEVY, Matthew en Stanley L. MILLER. 1998 "The stability of the RNA bases: implications for the origin of life." *Proceedings of the National Academy of Science, USA*: 7933-8
- . LEWONTIN, Richard. 1978 "Adaptation." *Scientific American*, 239 (3): 157-69
- . LEWONTIN, Richard. 2000 *The triple helix: gene, organism and environment*. (Cambridge, Mass.: Harvard Univ. Press)
- . LIFSON, Shneior en Hanna LIFSON. 1999 "A Model of Prebiotic Replication: Survival of the fittest versus extinction of the unfittest." *Journal of Theoretical Biology*, 199: 425-33
- . MARGULIS, Lynn. 1999 (1998) *The symbiotic planet: a new look at evolution*. (London: Phoenix, Orion books)

-
- . MARGULIS Lynn en Dorion SAGAN. 2000 *What is life ?* (Berkeley: Univ. of California Press)
- . MARGULIS Lynn en Dorion SAGAN. 2002 *Acquiring Genomes – A Theory of the Origin of Species*. (Basic Books)
- . MAYNARD SMITH, John. 1993 (1958) *The theory of evolution*. (Cambridge: Canto) [Voor het eerst gepubliceerd door Cambridge: Cambridge Univ. Press.]
- . MAYNARD SMITH, John en E. SZATHMARY. 1993a "The Origin of Chromosomes I. Selection for Linkage." *Journal of Theoretical Biology*, 164: 437-46
- . MAYNARD SMITH, John en E. SZATHMARY. 1993b "The Evolution of Chromosomes II. Molecular Mechanisms." *Journal of Theoretical Biology*, 164: 447-54
- . MAYR, Ernst. 1978 "Evolution." *Scientific American*, 239 (3): 39-47
- . MAYR, Ernst. 1983 "The unity of the genotype." In: *Genes, Organisms, Populations: Controversies over the units of selection*. Robert N. Brandon en Richard M. Burian (eds), 1984: 69-84. (Cambridge: MIT)
- . MCGINNIS, William en Michael KUZIORA. 1994 "The molecular architects of Body design." *Scientific American*, Feb.: 36-42
- . MELTON, D. A. 1991 "Pattern formation during animal development." *Science*, 252: 234-41
- . MILLER, Stanley en Antonio LAZCANO. 2002 "Formation of the Building Blocks of Life." In: *Life's Origin – the beginnings of biological evolution*. Willam J. Schopf (ed.), 2002: 78-112. (California: University of California Press)
- . MIYAKAWA, Shin, Hiroto YAMANASHI, Kensei KOBAYASHI, James H. CLEAVES en Stanley L. MILLER. 2002 "Prebiotic synthesis from CO atmospheres: Implications for the origins of life." *Proceedings of The National Academy of Science, USA*, 99 (23): 14628-31
- . MOORE, Peter B. en Thomas A. STEITZ. 2002 "The involvement of RNA in ribosome function." *Nature*, 418: 229-35
- . MORGAN, Thomas H. 1932 "The rise of genetics." *Science*, 76: 261-289
- . MOXON, Richard en Christopher WILLS. 1999 "DNA Microsatellites: agents of evolution?" *Scientific American*, Jan.: 94-9
- . MUNZ, Peter. 2001 (1993) *Philisophical Darwinism – On the Origin of Knowledge by means of Natural Selection*. (London: Routledge)
- . NISBET, Euan. 2000 "The realm of Archaean life." *Nature*, 405: 625-6
- . NISBET, Euan en N. H. SLEEP. 2001 "The habitat and nature of early life." *Nature*, 409: 1083-91

-
- . OPARIN, Alexander. 1955 *L'origine de la vie*. (Moscou : Editions en langues étrangères) [Traduit du Russe par E. Bronina.]
- . ORGEL, Leslie E. en Francis H. CRICK. 1980 "Selfish DNA: the ultimate parasite." *Nature*, 284: 604-7
- . ORGEL, Leslie E. 1992 "Molecular replication." *Nature*, 358: 203-9
- . ORGEL, Leslie E. 1994 "The Origin of Life on the earth." *Scientific American*, Okt.: 53-61
- . ORGEL, Leslie E. 2002 " The origin of Biological information." In: *Life's Origin – the beginnings of biological evolution*. Willam J. Schopf (ed.), 2002: 140-57. (California: University of California Press)
- . ORO, John. 2002 "Historical Understanding of Life's Beginnings." In: *Life's Origin – the beginnings of biological evolution*. Willam J. Schopf (ed.), 2002: 7-45. (California: University of California Press)
- . PATEL, Nipam N. 1994 "Developmental evolution: insights from studies of insect segmentation." *Science*, 266: 581-9
- . PENNISI, Elisabeth. 2000 "Finally, the book of life and the instructions for navigating it." *Science*, 288: 2304-2307
- . POLK, Philip. 2002 *Biologie anders bekeken*. (Brussel: VUBPRESS)
- . PRIGOGINE, Ilya. 1995 "Science of Chaos or Chaos in science: a reargued battle." *Physicalia Magazine*, 17 (3-4): 213-9
- . PRIGOGINE, Ilya. 1996 *Het einde van de zekerheden*. (Tielt: Lanoo) [Uit het Frans vertaald door Steven Stoeykens. Oorspronkelijke titel: *La Fin des Certitudes*. (Paris: Editions Odile Jacob)]
- . PRUSINER, Stanley B. 1991 "Molecular biology of Prion Diseases." *Science*, 252: 1515-21
- . PRUSINER, Stanley B. 1995 "The prion diseases." *Scientific American*, 272 (1): 48-57
<http://www.nmia.com/%7emdibble/prion.html>
- . RADETSKY, Peter. 1998 "Life's crucible." *Earth*, 7 (1): 34-41
- . RASMUSSEN, Birger. 2000 "Filamentous microfossils in a 3,235-million-year-old volcanogenic massive sulphide deposit." *Nature*, 405: 676-9
- . REBEK, Julius Jr. 1994 "Synthetic self-replicating molecules." *Scientific American*, Jul.: 34-40
- . RICHARDS, Robert J. 1992 *The meaning of evolution -The morphological Construction and Ideological Reconstruction of Darwin's Theory*. (Chicago: Chicago Univ. Press)

-
- . ROBERTIS De, Eddy, Guillermo OLIVER en Christopher WRIGHT 1990 "Homeobox Genes and the vertebrate body plan." *Scientific American*, Jul.: 26-32
 - . ROTHSCCHILD, Lynn J. en Rocco L. MANCINELLI. 2001 "Life in extreme environments." *Nature*, 409: 1092-101
 - . ROZENDAAL, Simon. 1998 *De mens, een dier: denkers aan het front van de wetenschap*. (Amsterdam: De Bezige Bij)
 - . SAGAN, Carl. 1994 "The search for extraterrestrial life." *Scientific American*, Okt.: 71-7
 - . SHOCK, Everett L. 2002 "Seeds of life." *Nature*, 416: 380-81
 - . SCHMIDT, Karen. 1994 "A puzzle: How similar signals yield different effects." *Science*, 266: 566-7
 - . SCHOPF, William J. 1978 "The evolution of the earliest cells." *Scientific American*, 239 (3): 85-103
 - . SCHOPF, William J. 2002 "When did life begin ?" In: *Life's Origin – the beginnings of biological evolution*. William J. Schopf (ed.), 2002: 158-180. (California: University of California Press)
 - . SCHRODINGER, Erwin. 2000 (1944) *What is life ?* (Cambridge: Cambridge Univ. Press, Canto)
 - . SCHWARTZ, Jeffrey H. 1999 *Sudden Origins: fossils, genes, and the emergence of species*. (New York: John Wiley and Sons inc.)
 - . SCHWARTZ, Alan W. en Sherwood CHANG. 2002 "From Big Bang to Primordial Planet – Setting the stage for the origin of life." In: *Life's Origin – the beginnings of biological evolution*. William J. Schopf (ed.), 2002: 46-77. (California: University of California Press)
 - . SEPTON, Mark A. 2001 "Life's sweet beginnings ?" *Nature*, 414: 857-58
 - . SOBER, Elliot en LEWONTIN, Richard. 1982 In: *Genes, Organisms, Populations: Controversies over the units of selection*. Robert N. Brandon en Richard M. Burian (eds), 1984: 109-32. (Cambridge: MIT)
 - . SRINIVASAN, Sudarsana. 2002 "Maggots, mice and ... Stanley Miller ? Biogenesis or the New Spontaneous Generation." <http://www.stanford.edu/group/techne/Fall2002/srinivasan1.htm>
 - . STEVENSON, David S. 2002 "Co-evolution of the Genetic Code and Ribozyme Replication." *Journal of Theoretical Biology*, 235-53
 - . STEWART, Ian. 1999 (1998) *Life's other secret: the new mathematics of the living world*. (London: Penguin books)
 - . SZABO, Peter, István SCHEURING, Tamás CZARAN en Eörs SZATHMÁRY. 2002 "In silico simulations reveal that replicators with limited dispersal evolve towards higher efficiency and fidelity." *Nature*, 420: 340-3

-
- . SZOSTAK, Jack W., David BARTEL en Luigi, LUISI. 2001 "Synthesizing Life." *Nature*, 409: 387-90
- . TODOROV, Igor N. 1990 "How cells maintain stability." *Scientific American*, Dec.: 32-46
- . VAN BENDEGEM, Jean Paul. 1998 "Gelieve uw genetische code in te tikken." In: *CGSO-jaarboek 1999 (Seksualiteit, relaties, geboorteregeling)*. Christian van Kerckhove (eds.), 13-23. (Gent: CGSO Trefpunt)
- . WEINBERG, Steven. 1994 "Life in the Universe." *Scientific American*, Okt.: 22-7
- . WEYEMBERGH, Maurice. 1992 "Hannah Arendts levensweg, het moderne tijdperk en de moderne wereld." In: *Hannah Arendt en de moderniteit*. J. De Visscher, M. Van Den Bossche en M. Weyembergh, 11-23. (Kampen: Kok Agora)
- . WHITEHOUSE, David. 2003 "Ancient Organism challenges cell evolution." *BBC News Online, newsletter, June 19th*. <http://news.bbc.co.uk/1/hi/sci/tech/3003946.stm>
- . WOLPERT, Lewis. 1991 "Pattern formation in biological development." *Scientific American*, Jun.: 124-37
- . WOLPERT, Lewis. 1994 "Do we understand evolution?" *Science*, 266: 571-72
- . WRIGHT, Robert. 1997 (1994) *The moral animal: why we are the way we are*. (London: Abacus) [Voor het eerst gepubliceerd door Pantheon Books.]
- . WRIGHT, Sewall. 1932 "The roles of mutation, inbreeding, crossbreeding and selection in evolution." In: *Genes, Organisms, Populations: Controversies over the units of selection*. Robert N. Brandon en Richard M. Burian (eds), 1984: 29-39. (Cambridge: MIT)